

ZEITSCHRIFT FÜR BIOLOGIE

Unter Mitarbeit von

E. Bauereisen, Leipzig - R. Dittler, Marburg/Lahn - A. Jarisch, Innsbruck - L. Lendle,
Göttingen - H. Lieb, Graz - H. Lullies, Kiel - R. Rigler, Graz - H. Schaefer, Heidelberg
F. Scheminzky, Innsbruck - H. Schriever, Mainz - G. Schubert, Wien - E. Schüg, Münster
H. Weber, Heidelberg - K. Wezler, Frankfurt/Main - E. Wöhlisch, Würzburg

herausgegeben von

A. W. FORST - B. ROMEIS - R. WAGNER

107. Band · Heft 2

1954



Urban & Schwarzenberg · München und Berlin

Zeitschrift für Biologie

107. Band, Heft 2 (Seiten 81—160)

Inhalt

Dr. Walter Huesch, Zürich, Über rythmische Änderungen der maximalen Muskelkraft. Mit 5 Abbildungen	81
<i>Aus dem Physiologischen Institut der Universität Wien</i>	
Dr. H. Bornschein und Prof. Dr. G. Schubert, Objektivierung und Analyse des vestibulären Coriolis-Effektes. Mit 7 Abbildungen	95
<i>Aus dem Physiologischen Institut der Universität Marburg</i>	
Prof. Dr. Hans-Ulrich Rosemann, Die Gleichrichterwirkung des Muskels bei Reizung mit mittelfrequenter Wechselstrom (Bedeutung der Einschaltphase). Mit 5 Abbildungen	108
Prof. Dr. Hans-Ulrich Rosemann und Dr. René Müller, Das Sinuswellen-Teilgerät, ein Apparat zur Reizung mit einzelnen oder mehreren sinusförmigen Stromimpulsen. Mit 2 Abbildungen	115
<i>Aus dem Physiologischen Institut der Universität Mainz</i>	
Prof. Dr. Walter Kreienberg, Dr. Arnold Fischer und Dr. Dieter Mertz, Untersuchungen über die Salzsäurebildung und Resorption im Rattenmagen. Mit 3 Abbildungen	119
Prof. Dr. Walter Kreienberg, Katheterismus der rechten Nierenvene beim Hund. Mit 3 Abbildungen	129
<i>Aus dem Physiologischen Institut der Universität Marburg</i>	
Dr. Heinz Haun, Chronaximetrische Studien über die Honigwirkung am Froschherzen. Mit 5 Abbildungen	134
<i>Aus der Physiologischen Anstalt der Humboldt-Universität Berlin</i>	
Dr. Isolda Pickert, Über die Sicherheit, mit der sich eine Geschmacksspur verfolgen läßt. Mit 8 Abbildungen	149

Die Lieferung der besprochenen und angezeigten Bücher und Zeitschriften erfolgt durch jede gute Buchhandlung

Schriftleitung: Prof. B. Romeis, Institut für Histologie und experimentelle Biologie, München 15, Pettenkoferstr. 11, Ruf 54 0 84.

Manuskripte sind zu schicken:

von Arbeiten experimentell-biologischen Inhalts an Prof. Benno Romeis, Institut für Histologie und experimentelle Biologie, München 15, Pettenkoferstr. 11, Ruf 54 0 84, von Arbeiten physiologischen und physiologisch-chemischen Inhalts an Prof. Richard Wagner, Physiologisches Institut, München 15, Pettenkoferstr. 12, Ruf 53 3 35, 51 5 46, von Arbeiten pharmakologischen Inhalts an Prof. August Wilhelm Forst, Pharmakologisches Institut, München 15, Nußbaumstr. 28, Ruf 51 0 34.

Erscheinungsweise: Die Zeitschrift erscheint in Heften von etwa 5 Druckbogen; je 6 Hefte bilden einen Band.

Bezugspreis: Für ständige Bezieher je Heft DM 12.50, der Band DM 75.—. Hefte im Einzelverkauf mit Aufschlag.

Anzeigen: Aufträge an den Verlag Urban & Schwarzenberg, München 26, Thierschstraße 11, erbeten.

Alle Rechte, auch die des Nachdruckes, der photomechanischen Wiedergabe und der Übersetzung, behalten sich Urheber und Verleger vor. Es ist insbesondere nicht gestattet, ohne Genehmigung des Verlages dieses Heft, einzelne Beiträge oder Teile daraus auf photomechanischem Wege (Photokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.

Printed in Germany by Akademische Buchdruckerei F. Straub, München.

Über rhythmische Änderungen der maximalen Muskelkraft*

Von W. Huesch

Mit 5 Abbildungen

Eingegangen am 20. Februar 1954

Bei informativen Studien über das Verhalten menschlicher Muskelkraft in größeren Zeitabschnitten stießen wir auf eine Arbeit von *Weißenberg*¹⁹, der eine Population südrussischer Juden anthropometriert und auch deren maximale Muskelkraft vom 10.—75. Lebensjahr gemessen hatte.

Er erhielt ein Kraftdiagramm, das eine annähernd umgekehrte V-Form als Ausdruck der anaplastischen und kataplastischen Phase des Lebensablaufs aufweist. Man könnte es als *dynamische Lebenskurve* bezeichnen. Unsere Bemühungen, eine *dynamische Jahreskurve* in der humanbiologischen Literatur zu finden, waren vergeblich. Das Verhalten der Muskelkraft innerhalb des kleinsten natürlichen Zeitabschnittes, des Tages, ist unseres Wissens ebenfalls bisher nicht studiert worden. Jedoch weisen Tagesuntersuchungen anderer physiologischer und auch psychologischer Funktionen als der reinen Muskelkraft auf die Möglichkeit einer charakteristischen *dynamischen Tageskurve* hin.

Ältere Untersuchungen über die dynamische Lebenskurve, wie die von *Quetelet*¹⁶ an Belgiern und von *Gould*² an Amerikanern, stimmen mit dem Ergebnis *Weißenbergs*¹⁹ überein. Das Altersjahr, in dem das generelle Kraftmaximum auftritt, ist jedoch verschieden. Man muß außer an anthropologische Verschiedenheiten der untersuchten Populationen vor allem auch an zivilisationstypische Modifikationen der Lebenskurve denken. Dieser offenen Frage konnten wir hier leider nicht nachgehen. Bei der dynamischen Jahreskurve sind neben konstitutionellen und zivilisatorischen Einflüssen auch noch geographische und vor allem jahreszeitliche (kosmische) zu erwarten. Verschiedene Untersuchungen an Pflanzen (*Stoppel*¹⁸), Tieren (*Kunze*⁷) und Menschen (*de Rudder*¹⁷, *Kost* u. a.⁶) lassen eine periodische Beeinflussung der Muskelkraft im Laufe des Jahres als möglich erscheinen. Wenn man die Tagesschwankungen des Blutdruckes bei *Menzel*¹³ betrachtet, oder die Beobachtungen von *Wiesinger* und *Werner*²⁰ über die Tagesschwankungen der Pupillenweite liest, möchte man annehmen, daß eine dynamische Tageskurve ähnliche Rhythmen zeigen

* An dieser Stelle sei der uneigennützigen Mithilfe von L. Andree, J. Bleibtreu, B. Lutz-Ulrich, A. Wilke, R. Zehr und besonders der Mitarbeit von H. Baberg herzlich Dank gesagt.

werde und solche auch vorzüglich endogenen Faktoren zuschreiben. Untersuchungen, die nach Fragestellung und Methodik Tagesmessungen der Muskelkraft noch am nächsten stehen, sind die von *Kraepelin*, seinem Schüler *Graf*³ und anderen von diesem zitierten Bearbeitern³, sowie *Lehmann* und *Michaelis*¹⁰.

Bei diesen Autoren geht es um die Feststellung der Form einer natürlichen Tageskurve, der — bis jetzt — ein M-förmiger Verlauf zugeschrieben wird.

Eine Beeinflussung durch Nahrungsaufnahme und Lebensgewohnheit wird von *Graf*³ noch angenommen und eine, den normalerweise erhaltenen Kurven zugrundeliegende, umgekehrt V-förmige für die eigentliche, „natürliche“ gehalten, während *Lehmann*⁹ in der Interpretation seiner später durchgeführten rein physiologischen Untersuchung eine deutliche Veränderung durch Nahrungsaufnahme ablehnt. Auf individuelle Unterschiede in der Kurvenform wird von verschiedenen Autoren hingewiesen. Wir bemühten uns zur Klärung folgender Fragen beizutragen:

1. Zeigt die Muskelkraft im Laufe des Tages *rhythmische* Schwankungen und verlaufen diese analog den Schwankungen der physiologischen Arbeitskurve? (Generelle dynamische Kurve.)
2. Sind *individuelle* Tagesrhythmen der Muskelkraft nachweisbar und worauf könnten diese beruhen? (Typische dynamische Kurven.)
- 3a) Ist eine *exogene* Beeinflussung des Rhythmus möglich und führt sie zu wesentlichen Veränderungen? (Exogene Alteration der dynamischen Kurve.)
- b) In welchen *Größenordnungen* ist der Einfluß verschiedener auf die Tagesschwankungen der Muskelkraft wirkender Faktoren zu suchen?
4. Besteht ein *jahreszeitlicher* Einfluß auf die Muskelkraft? (Dynamische Jahreskurve.)

Bei langdauernden Beobachtungen einer menschlichen Funktion werden wir noch mehr als bei kurzdauernden die enge Verquickung endogener und exogener Faktoren unangenehm empfinden und eine sehr vorsichtige Deutung fremder wie erst recht eigener Untersuchungen für gegeben halten. Diese Auffassung möge Verständnis für eine gewisse Zurückhaltung bei der Interpretation der folgenden Untersuchungen erwecken. Ihre gebotene Weiterführung ist aus äußeren Gründen nicht möglich gewesen. Zu einer Bekanntgabe der Resultate entschlossen wir uns, trotz des fragmentarischen Charakters der Arbeit im Ganzen, damit sie nicht verloren gehen und so doch vielleicht für die eine oder andere Untersuchung des Lesers eine Anregung bieten.

Verfahren

1. Meßtechnik und Meßresultate

Gemessen wurde die maximale Hubkraft des *M. biceps dexter* mit einem Federdynamometer aus der genau eingestellten Horizontallage des Unterarmes heraus. Die Haltung des Oberarms wurde durch die Unterarm-

horizontale und die Lage des Ellbogens bei frei nach unten hängendem Arm bestimmt. Die individuell unterschiedliche Länge des Hebel-Arms wurde bei Berechnung der Resultate unberücksichtigt gelassen.

Die Körperhaltung der Vp war aufrecht mit geschlossenen Füßen, der Blick auf einen ca. 4 m entfernten Punkt gerichtet. Linke Schulter, Gesäß und Rücken berührten leicht die Wände einer Raumecke.

Der Zug am Dynamometer erfolgte nach tiefer Inspiration und Expiration und darauffolgender forcierter tiefster Inspiration in ruhigem maximalem Zug. Nach je einer Pause von 60 sec. bei völlig entlastetem Zugarm und Bewegungsfreiheit der Vp fand eine zweite und dritte Messung statt.

Nach unseren Erfahrungen führt jede Veränderung dieser Meßbedingungen zu ungenaueren Resultaten.

Die Einwände von *Lindhard*¹², der *Bethes*¹² Dynamometrie im Stehen ablehnt, weil die Vp das Gefühl umzufallen haben müsse und darum nicht das Maximum an Kraft zeige, sind unseres Erachtens nicht stichhaltig, wenn die Vp schwergpunktmäßig richtig steht. Dagegen müssen wir die Feststellungen *Lindhards*¹² bestätigen, daß Veränderung der Winkel des Zugarms und ruckartiges Ziehen die Resultate stark beeinflussen. Schon *Lagrange*⁸ wies im Jahre 1888 darauf hin.

Wir haben diese Fehler vermieden und darüber hinaus die Gesamthaltung des Körpers den Vpn vorgeschrieben. Zur Unterdrückung der im freien Raum auftretenden Hüft-, Gesäß- und Schulterbewegungen (lks.) genügt der taktile Reiz der Hinter- und Seitenwand. Die Bewegungen der rechten Schulter nach oben müssen durch leichtes Handauflegen bei den ersten Messungen psychisch eliminiert werden. Es war nur bei Beginn der Messungen eine derartige Schulterfixation einige Male notwendig. Mit gewaltsamen Fixationen der rechten Schulter durch einstellbare Metallbügel u. ä. machten wir vor Jahren sehr schlechte Erfahrungen.

Der Abstand zwischen den Meßtagen betrug für den größten Teil der Tageskurven minimal 3—4 Tage. Die typischen dynamischen Kurven wurden bei 3 Vpn im Zeitraum von $\frac{1}{4}$ —1 Jahr aufgenommen. Als Minimum möchten wir für die Aufstellung einer typischen dynamischen Kurve 3 Tageskurven unter störungsfreiem und standardisiertem Tageslauf im Zeitraum einer Woche fordern. Die Meßtage für die dynamische Jahreskurve überstiegen nicht 15 Tage pro Monat. Die Meßresultate wurden den Vpn niemals bekanntgegeben. Von den 3 Einzelmessungen einer Untersuchung wurde nur der Maximalwert als Beleg in dieser Arbeit verwertet. Größere Kontrollen überzeugten uns bei fortschreitender Arbeit allerdings immer wieder davon, daß bei guter Meßtechnik der Kurvenlauf von Maximal- und Mittelwerten kaum Differenzen zeigt.

Als *temporärer Maximalwert* jeder Vp gilt der Mittelwert aus den drei höchsten Werten eines bestimmten Zeitabschnittes; er gilt selbstredend auch nur für diesen und die untersuchte Person. Wir stellten für ihn die Forderung auf, daß der höchste Wert vom zweithöchsten nicht mehr als 3% abweichen dürfe (evtl. übersehene Fehlmessung!).

Die errechneten temp. Maximalwerte entsprachen alle dieser Forderung. Wir sehen aus diesen die unter den gegebenen Umständen höchste Kraft-

entfaltung eines Individuums, die willensmäßig eben noch möglich ist und in dieser Hinsicht als Analogon zu dem Moment des Nichtmehr-Könnens bei bestimmten Arbeitsuntersuchungen betrachtet werden kann. Den Schaukurven liegt das ganze für die jeweilige Fragestellung verfügbare Material zugrunde. Ausgesondert wurden lediglich eine sichere und zwei wahrscheinliche Föhnkurven.

Von einer ausgedehnten statistischen Bearbeitung nahmen wir Abstand, da wir für unsere Fragestellung praktisch keine „Ausnahmen von den Regeln“ fanden und die Aussagen, die wir zu machen haben, vornehmlich qualitativer Natur sind.

Die Messungen wurden durch Notizen des Gefühlslebens und etwaiger endogener und exogener Störungen komplettiert, die aus Selbstbeobachtung hervorgingen oder durch vierfache Fremdbeobachtungen ergänzt wurden. Außerdem prüften wir ständig den Gesundheitszustand und die Konstanz des Gewichts, gelegentlich den Kreislauf, und wiederum ständig kontrollierten wir Lufttemperatur, rel. Feuchtigkeit und Barometerstand, um extreme Bedingungen rechtzeitig zu erkennen. Alle diese Kontrollen erfolgten an Meßtagen 2stündlich für jede Vp.

2. Versuchspersonen und Tageslauf

Die für den Nachweis von Rhythmen notwendige exakte Tageseinteilung war: 06.00 h Aufstehen, 06.30 h Frühstück, 12.00 h Mittagessen, 18.00 h Abendessen. Kein Zwischenfrühstück oder Nachmittagskaffe. Zwischen 21.00 h und 22.00 h Zu-Bett-Gehen. Bei den verschobenen Tageskurven zum Nachweis der Wirkung der Nahrungsaufnahme war die ganze Tageseinteilung entsprechend um 2 Stunden vor- oder zurückverschoben. Die Mittagmessungen wurden stets vor der Mahlzeit durchgeführt.

Die Ernährung war qualitativ und quantitativ nach physiologischen Grundsätzen zusammengestellt und wurde subjektiv von den Vpn als hervorragend angesehen.

Die Vpn waren 6 Mitteleuropäer, vorwiegend nordischer Rasse, verschiedenen Konstitutionstyps und Alters; mit ihnen wurden die Untersuchungen in Graubünden (Schweiz) in 1250 m Höhe von Mitte 1952—Ende 1953 durchgeführt. Die Höhenlage ist für die Ergebnisse ohne Belang, da nach Hartmann⁴ die (dynamometrisch gemessene) Muskelkraft erst ab 3¹/₂ km Höhe langsam zu sinken beginnt. Die mit feineren Methoden unternommenen Untersuchungen von Fleisch und Grandjean¹ über den Tonus der Skelettmuskulatur im Höhenklima zeigen zwar doch schon in 1850 m Höhe eine Abnahme des Muskeltonus. Es ergibt sich aber für unsere Höhenlage eine so geringe Abnahme, daß sie für die Dynamometrie außer Betracht bleiben kann. Zudem waren die Vpn an das Höhenklima 14 Tage bis ¹/₂ Jahr und mehr vor Versuchsbeginn adaptiert. (Durchschnittliche Adaptationszeit bis zum subjektiven Verschwinden deutlicher Höhensymptome nach unseren Beobachtungen an den Vpn 10—14 Tage).

Ergebnisse

1. Die generelle dynamische Kurve

Es zeigt sich ein Tagesrhythmus (Abb. 1) der durch eine 09.00- und 13.00 Uhr-Senke, sowie einen 11.00 und 17.00 Uhr-Gipfel charakterisiert ist. Der erste Morgenwert um 07.00 Uhr liegt höher als der 19.00 Uhr- oder gar der 21.00 Uhr-Abendwert. Durchschnittlich liegt der Vormittagsgipfel höher als der Nachmittagsgipfel. Die Kurven Vp I—IV und die entsprechende Mittelwertkurve M I—IV sind ohne erkennbare Störfaktoren aufgenommen worden und die Vpn * führten zu dieser Zeit ein völlig untätiges Leben; dennoch zeichnet sich die geringgradige Ermüdung, die auf die Häufung der gewöhnlichen Sinneseindrücke im Verein mit den notwendigen (existentiellen) Bewegungen im Laufe des Tages zurückzuführen ist, schon deutlich dynamometrisch ab.

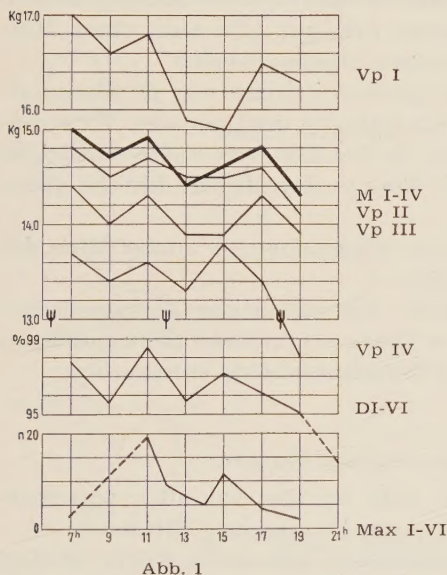


Abb. 1

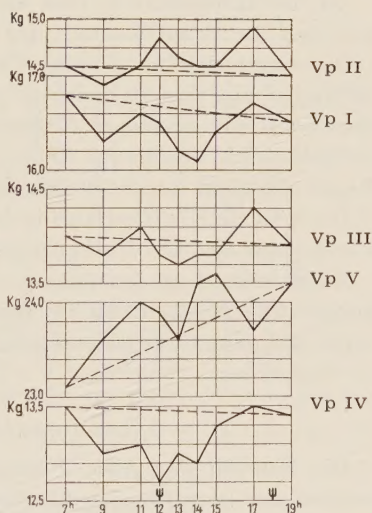


Abb. 2

Abb. 1. Generelle dynamische Kurve. Vp I, II, III, IV = Maximalwerte der einzelnen Vpn an einem störungsfreien Tag. M I—IV = Mittelwerte der Kurven Vp I—IV (Modellkurve). DI—VI = Deviationskurve Vp I—VI (mittlere prozentuale Abweichung von den temporären Maximalwerten). Max I—VI = Häufigkeitsverteilung der 10 höchsten Werte jeder Vp auf die Tagesstunden. Gabelzeichen = Nahrungsaufnahme. - - - = Ermüdungsgeraden.

Abb. 2. Typische dynamische Kurven. Mittelwertkurven der Maximalwerte (ganze Versuchszeit, Vp I—V). Gabelzeichen = Nahrungsaufnahme. - - - = Ermüdungsgeraden.

Man kann daher sagen, daß *allgemeine zentrale Ermüdung* (v. Muralt¹⁴) zu einer Abnahme der realisierbaren Maximalkraft führt.

Die Form der auf störungsfreien Messungen beruhende Mittelwertkurve M I—IV möchten wir als Modellform im Auge behalten und sie als *generelle dynamische* (Tages-) Kurve bezeichnen.

* Als völlig „normal“ im Sinne der Untersuchung können nur die Vpn II und III gelten. Ihre Kurven sind daher offensichtlich die regelmäßigsten (s. unter Typ. dyn. Kurven).

Unterhalb der Gabelzeichen sind die Werte aller Vpn während der gesamten Versuchsdauer als mittlere prozentuale Deviation von den typischen Maximalwerten (s. unter Methodik) dargestellt (DI—VI). Sie zeigt zwischen 15.00 und 17.00 Uhr ein Plateau statt eines ausgeprägten Gipfels; die Mittagssenke kann gelegentlich auch verbreitert sein, wie die Kurve Vp I zeigt. Störfaktoren konnten und sollten nicht bei allen Untersuchungen ferngehalten werden, so beinhaltet die Deviationskurve ein vielfältigeres psychophysisches Geschehen als die Modellform der dynamischen Kurve. Liebeskummer, Menstruationsbeschwerden, Diarrhoe und Holzsägen vor der Messung sind einige der heterogenen Einflüsse, die wir bei den sich gegenseitig überwachenden Vpn protokollierten.

Umso erstaunlicher ist die Übereinstimmung dieser Kurve mit der Modellform und sie berechtigt uns festzustellen, daß *individuelle Besonderheiten und gewöhnliche endogene und exogene Störfaktoren den Grundrhythmus der generellen dynamischen Kurve nicht verändern*.

Die Deviationskurve, dies sei nebenbei bemerkt, gibt auch einen Hinweis auf die Brauchbarkeit des temporären Maximalwertes.

Die unterste Kurve zeigt die Häufigkeitsverteilung von 60 Maximalwerten u. zw. den 10 höchsten jeder Vp während der gesamten Versuchsdauer auf die einzelnen Tagesstunden. In der Zeit von 07.00—11.00 Uhr befinden sich überhaupt keine Werte. Eine weitere Stütze für die große Regelmäßigkeit der 09.00 Uhr-Senke.

Die höchste Kraftentfaltung ist also im allgemeinen nur in der Mitte des Vormittags und des Nachmittags möglich.

Abschließend ist zu sagen, daß unter den bisherigen Versuchsbedingungen die Muskelkraft im Laufe des Tages rhythmische Schwankungen zeigt, die denen der physiologischen Arbeitskurve völlig entsprechen.

2. Die typischen dynamischen Kurven

Die Kurven der Abb. 2 zeigen für jede Vp. den aus allen Maximalwerten der betreffenden Stundenmessungen berechneten Mittelwert.

Bei ihnen finden sich die Charakteristika der generellen Kurve wieder, darüber hinaus aber lassen sie erkennen, daß es einen individuellen dynamischen Rhythmus gibt. Bevor die Frage gestellt wird, ob diese Abweichungen von der Modellkurve nicht nur einfach irregulärer Art sind, sondern ob ihnen eine echte typische Bedeutung zukommt, wird es nötig sein, ein Schema zu entwerfen, nach dem sie beurteilt werden können. Prüft man zunächst die Lage des höchsten Tageswertes an der von Störfaktoren weitgehend freien Modellkurve (Abb. 1, M I—IV), so ist er bei der 07.00 Uhr-Messung, prüft man sie an der das ganze Untersuchungsmaterial umfassenden Deviationskurve (Abb. 1, DI—VI), so ist er am Vormittag zu finden. Die typischen Kurven (Abb. 2) zeigen ihn am Nachmittag. Dafür haben wir keine Erklärung. Jedenfalls aber ist die Lage des höchsten Wertes unterschiedlich.

Denkt man sich den Morgenwert (07.00 Uhr), der vor der Morgensenke liegt, und den Abendwert (19.00 Uhr), der dem Nachmittagsgipfel folgt,

durch eine Gerade verbunden, so kann der von ihr und einer durch den Morgenwert gezogenen Horizontale gebildete Winkel als Maß der Tagesermüdung angesehen werden, der allgemeinen, wenn keine Arbeit geleistet wurde, der spezifischen Muskelermüdung des Testmuskels, wenn er tätig war. (Die Differenz zwischen Abend- und Morgenwerten beträgt bei unserem Material 0,5—5 % vom temp. Maximalwert aus betrachtet.) Die Ermüdungsgerade könnte zum höchsten Wert der Kurve jetzt hinsichtlich Lage und Abstand in Beziehung gesetzt werden, um typische Situationen an einer größeren Anzahl von Vpn herauszuarbeiten.

Wir konnten diesen Weg nicht gehen, und es schien uns eigentlich auch natürlicher, den höchsten Wert zugleich mit allen übrigen in ihrer Lage zur Ermüdungsgeraden zu betrachten. So ist unseres Erachtens ein Typenschema, wie es Abb. 3 wiedergibt, geeignet, auch unsere wenigen Vpn typologisch zu beurteilen. Wir haben die, wie wir glauben, 5 wichtigsten Lagemöglichkeiten der Werte dargestellt.

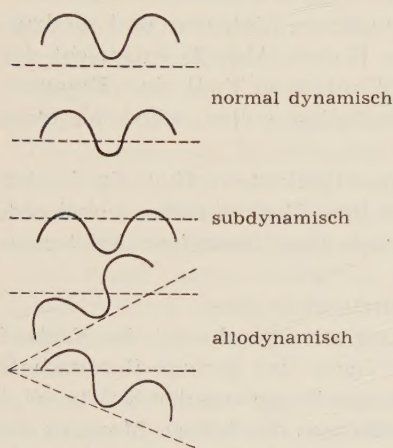


Abb. 3

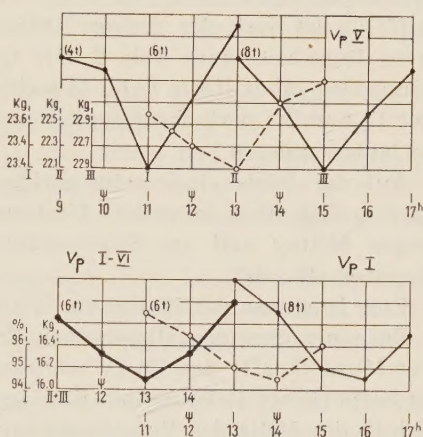


Abb. 4

Abb. 3. Schema typischer dynamischer Tageskurven.

— = Tagesschwankungen. - - - = Ermüdungsgeraden.

Abb. 4. Alteration der dynamischen Kurve. Oben: Veränderung der Lage der Mittagssenne bei 4-, 6- und 8-Uhr-Tagesbeginn (Maximalwerte ganze Versuchsdauer im Mittel, Vp V). Unten (dick): Mittlere prozentuale Abweichung der Mittagswerte von den temp. Maximalwerten, alle Vpn. Unten (dünn): Wie oben, jedoch ohne 4-Uhr-Tagesbeginn, Vp I. Pfeil = Aufstehen. Gabelzeichen = Nahrungsaufnahme.

Fall I und II. Die Tagesschwankungen liegen *oberhalb* oder nur mit der Mittagssenne *unterhalb* der mehr — minder horizontalen Ermüdungsgeraden.

Fall III. Die Tagesschwankungen liegen *unterhalb* der Ermüdungsgeraden.

Fall IV und V. Die Tagesschwankungen liegen über einer *aufsteigenden* oder *sehr stark absteigenden* Ermüdungsgeraden.

Geben wir jetzt noch eine Charakteristik der Vpn, so wird es möglich sein, zu entscheiden, ob die in Abb. 2 wiedergegebenen Kurven mit einigem Recht als typisch angesehen werden dürfen.

Vp I	Athletisch. Organisch o.k.B. Frühaufsteher und Frühschläfer. Zeitweilig seelisch belastet. Sonst ausgeglichen. Tätigkeit zur Zeit der Versuche: Laborantin.
Vp II	Athletisch. Organisch o.k.B. Harmonisch, lebhaft, fröhlich. Keine Tätigkeit zur Zeit der Versuche.
Vp III	Asthenisch. Organisch o.k.B. Frühaufsteher. Introvertiert. Sensibel. Subj. schnell ermüdet. Keine Tätigkeit zur Zeit der Versuche.
Vp IV	Leptosom. Organisch o.k.B. Schlafmittelsüchtig. Rauschgiftverdächtig. Nächtliches Lesen. Morgens schlechter, abends bester Laune. Unausgeglichen. Liebeskummer. Neurasthenische Erscheinungen. Keine Tätigkeit zur Zeit der Versuche.
Vp V	Leptosom. Cor nervosum. Sonst organisch o.k.B. Morgens „gerädert“. Nachmittags und besonders abends Wohlbefinden. Mit allgemeinen Schwierigkeiten überlastet. Neurasthenische Erscheinungen. Geistige Tätigkeit zur Zeit der Versuche.

Vergleicht man diese Charakteristik mit den Kurven, so stimmen beide tatsächlich gut überein. Vp II ist nach ihrer Charakteristik „kerngesund“, auffällig ist auch die geringe Differenz zwischen höchstem und niedrigstem Tageswert nach Tab. 2. Die typische Kurve (Abb. 2) entspricht der generellen Modellform (Abb. 1) recht gut. Würde man Vp II eine „Diagnose der Dynamik“ nach ihrer typischen Kurve stellen wollen, würde sie etwa so lauten müssen:

Auf der Basis einer sehr geringen Ermüdbarkeit verfügt Vp II den ganzen Tag über in vollem Umfang über ihre Muskelkräfte, wobei sich gegen Mittag und am Spätnachmittag noch eine besondere Leistungsbereitschaft zeigt.

Eine Diagnose der Kurve von Vp IV lautete etwa so:

Bei einer geringen allgemeinen Ermüdung am Abend zeigt der Verlauf der Muskelkräfte der Vp IV während des Tages eine geringe Bereitschaft zu körperlicher Leistung an. Eine geringfügige Besserung der Kräfte zeigt sich in der Mitte des Vormittags, eine das Niveau des frühen Morgens erreichende Normalisierung zeichnet sich erst am Nachmittag ab. Es handelt sich bei Vp IV um einen subdynamischen Zustand, vermutlich neurogener Natur. Zu beachten ist bei Vp IV auch die große Differenz zwischen dem höchsten und niedrigsten Tageswert (5,5% gegenüber Vp I 3,8%).

Unter den Vpn befindet sich kein Beispiel für den Fall V des Schemas, bei dem eine schon krankhaft zu nennende Ermüdbarkeit vorliegen müßte.

Schemafall IV wird durch Vp V repräsentiert, einen neurasthenischen Typus, der zwar in allgemein befriedigendem Kräftezustand ist, aber erst nach Mittag voll leistungsfähig wird.

Wir glauben, daß solche (allotonen) Kurven, wie die von Vp I, V und IV recht häufig in den Großstädten aufgenommen würden.

Abschließend können wir feststellen, daß nicht nur individuelle Tagesrhythmen der Muskelkraft nachweisbar sind, sondern sich offenbar sogar dynamische Typen unterscheiden lassen, deren Kraftentwicklung über den Tag hin wahrscheinlich etwas über den vegetativen Gesamttonus (Leistungsbereitschaft) ihres Organismus aussagt.

3. Exogene Alteration der dynamischen Kurve

Im Vorhergehenden gingen wir, gestützt auf die in andersartigen Untersuchungen gewonnene Auffassung verschiedener Autoren davon aus, daß die Form der generellen dynamischen Kurve, wie die Grundform der typischen, Ausdruck einer im Laufe des Tages stets gleichbleibenden physiologischen Rhythmik seien.

Da aber doch gelegentlich von der Möglichkeit einer Modifikation der Tagesrhythmik durch exogene Einflüsse die Rede ist (u. a. *Lehmann* ⁹⁾), veränderten wir bei 2 Vpn den gesamten (zivilisatorisch bestimmten) Tageslauf, inklusive die Zeiten der Nahrungsaufnahme und prüften das Verhalten der Muskelkraft in der so charakteristischen „Mittagszeit“.

In Abb. 4 sind oben die Mittelwertkurven der Mittagszeit bei folgenden Tagesabläufen angegeben:

Aufstehen — Frühstück — Mittagessen — Abendessen = 06 — 06.30 — 12 — 18 Uhr, sowie 08 — 08.30 — 14 — 20 Uhr und 04 — 4.30 — 10 — 16 Uhr. In der Mitte der 6 Uhr- und der 8 Uhr-Tagesablauf der zweiten Vp, dazu die Mittelwertkurve der Mittagszeit von 6 Vpn (in Prozent der temporären Maximalwerte).

Es geht aus den Kurven eindeutig hervor, daß sich der ganze rhythmische Komplex der „Mittagszeit“ beliebig verschieben läßt.

Die dynamische Tagesrhythmik im ganzen hängt also von der Lage der Wachzeit ab und ihre rhythmischen Charakteristika weniger vom kosmischen Geschehen oder zeitlich fixierten physiologischen Vorgängen als vom zivilisatorischen Stundenplan.

Die Frage, welche Rolle die Nahrungsaufnahme bei der dynamischen Tagesrhythmik spielt, kann hier nicht klar entschieden werden, da die Mahlzeiten stets lagegerecht in den veränderten Tageslauf transponiert wurden.

Wenn aber derartige Verschiebungen möglich sind, liegt die Vermutung sehr nahe, daß die beobachteten *rhythmischen Erscheinungen überhaupt primär von der Energieaufnahme und -abgabe abhängen, die sekundär zu Tonusänderungen führen.*

Mit dynamometrischen Messungen bei Hunger, bei innerhalb des gleichen Tagesablaufes verschobenen Mahlzeiten und nicht zuletzt bei fraktionierter Nahrungsaufnahme (alle 1 oder 2 Stunden), womöglich unter Beobachtung des Zucker- und Adrenalinspiegels wäre diese Frage unseres Erachtens zu lösen, die für die Praxis von Ernährung und Arbeit nicht unwichtig ist.

Wie weit der Einfluß verschiedener exogener Faktoren, außer den besprochenen, reicht, können wir nur eklektisch und größenordnungsmäßig angeben.

In Tab. 1 werden einige exogene (und auch endogene) Faktoren aus unseren Versuchsprotokollen angeführt, die eine Abweichung von 10 % und mehr vom temporären Maximalwert verursachten.

Die Tabelle deutet, wie zu erwarten, die Abnahme der realisierbaren Muskelkraft mit zunehmender Muskelermüdung an und zeigt auch den nicht unbedeutenden Einfluß anderer Faktoren.

Wenn man versucht, aus vorliegendem Material einen allgemeinen Überblick über die Beeinflussung der Muskelkraft und damit auch der dynamischen Kurve vom Standpunkt der Ermüdung und der Arbeit zu gewinnen, geht man am besten vom temporären Maximalwert aus und betrachtet zunächst die größten und kleinsten Abweichungen von ihm an Hand der typischen dynamischen Kurven der Vpn (Tab. 2).

Tabelle 1

Heterogene Einflüsse auf die maximale Muskelkraft

(negative Abweichung vom temporären Maximalwert der Vpn in ‰)
v. M. = vor Messung

‰	Vp Einfluß durch:	‰	Vp Einfluß durch:
10,3	III 2 Glas Wein (v. M.)	13,5	VI Holzhacken u. -sägen (v. M.)
10,9	II Hausarbeit, Wäsche waschen (v. M.)	13,5	V Verdauungsstörung: Obstipation
10,9	II 2. Tag Menses	13,5	VI Kletterpartie auf 2500 m ü. M. (tags zuvor)
11,4	I 2 Glas Wein (v. M.)	13,7	IV Verdauungsstörung: Obstipation
11,7	IV Verdauungsstörung: Diarrhoe	15,1	III Ausgedehntes Sonnenbad (v. M.)
11,7	IV Kurze Tagesarbeit (v. M.)	15,7	I Holzhacken (v. M.)
11,9	I Kletterpartie auf 2500 m ü. M. (tags zuvor)	17,9	I Föhn
12,4	IV Putzen (v. M.)	17,9	I Kopfschmerzen, Brechreiz
12,4	I Holzhacken (v. M.)	18,5	I Holzsägen (v. M.)
12,4	I 2. Tag Menses	19,0	VI Schweres Heben und Tragen (v. M.)
13,0	I Kopfschmerzen		
13,5	VI Schnitzarbeit (v. M.)		
13,5	VI Holzhacken (v. M.)		

Tabelle 2

Abweichungen der Vpn von ihrem temporären Maximalwert in ‰

Vp	Größte Abw.	Kleinste Abw.	Diff.
I	13,0	8,1	4,9
II	7,0	3,2	3,8
III	6,2	2,0	4,2
IV	13,0	7,5	5,5
V	8,3	3,5	4,8
M:	9,5	4,9	4,6

Es zeigen sich individuelle Schwankungen, aber immerhin in gleicher Größenordnung. Die Differenzen der größten und kleinsten Abweichung sind bei den Vpn erstaunlich klein.

Die realisierbare Muskelkraft (in 12 Tagesstunden und unter gegebenen Bedingungen) liegt in einem Band zwischen 5—10 ‰ unter dem temporären Maximalwert. In diesem Bereich muß, da die Vpn auf die Ver-

suchsdauer gesehen praktisch keine Arbeit leisteten, unseres Erachtens die allgemeine zentrale Ermüdung sich ausdrücken.

Bei rein existentielltem Verhalten ist der Einfluß der allgemeinen Ermüdung auf die realisierbare Muskelkraft also sehr gering.

Zieht man für den geplanten Überblick noch Tab. 2 heran, so ist die Aufstellung eines Schemas möglich, wie wir es in Tab. 3 wiedergeben.

Tabelle 3

Schema des Einflusses von Muskeltätigkeit und Ermüdung auf die maximale Muskelkraft

t. M. = temporärer Maximalwert

100 %	Temporärer Maximalwert
95	durchschnittl. <i>kleinste</i> Tagesabweichung vom t. M. (bei existentielltem Verhalten)
	<i>Allgemeine zentrale Ermüdung</i> (bei existentielltem Verhalten)
90	durchschnittl. <i>größte</i> Tagesabweichung vom t. M. (bei existentielltem Verhalten)
	Leichte Bewegungsarbeit (ca. 2—3 Std.) od. kürzere leichte statische Arbeit
85	<i>Spezif. Muskelermüdung</i> (plus allg. zentr. Ermüdung durch Arbeit)
	schwerere Bewegungsarbeit (ca. 2 Std.) od. kürzere schwerere stat. Arbeit
80	⋮
	⋮ Zunehmende Arbeitsschwere
75	∨

4. Die dynamische Jahreskurve

Leider besitzen wir nur die Kurve einer Vp, die die mittleren Monats-Maximalwerte 2—3 täglich im Laufe eines Jahres durchgeführter Messungen angibt (Abb. 5). Die minimale mittlere Abweichung vom temporären Maximalwert (in diesem Fall dem Zeitabschnitt eines Jahres entnommen) beträgt in Prozent 4,3, die maximale 14,7. Die maximale Abweichung scheint uns für normale Verhältnisse etwas zu hoch, da die Vp zur Zeit der November-Messungen und im Dezember in einem reduzierten Gesundheitszustand war, weshalb wir auch die Dezembermessungen ausfallen ließen.

Deutlich ist die Steigerung der Muskelkraft in den Sommermonaten, die Verringerung im Winter.

Im Ganzen liegen die Schwankungen der dynamischen Jahreskurve in der gleichen Größenordnung wie die der Tageskurven (5—10 % Abweichung vom tempor. Maximalwert).

Die Kraftschwankungen des Tages, der Monate und des Jahres weisen daher auf eine bei Abwesenheit von gewichtigen Störfaktoren hohe Konstanz der Muskelkraft in größeren Zeiträumen hin.

Eine genaue Analyse der Jahreskurve vom Standpunkt der Ernährung, der Lebenshaltung und kosmischer Einflüsse konnten wir nicht durchführen.

Die Vp lebte im großen und ganzen während des ganzen Jahres nach einem Ernährungsplan, dessen Kennzeichen ein möglichst physiologisches Verhältnis der Nahrungsstoffe zueinander und eine Überdosierung an natürlichen Vitaminen sommers wie winters waren.

In der allgemeinen Lebenshaltung unterschied sich der Sommer gegenüber dem Winter in einer *geringen* Bewegungszunahme, was sich in einem etwas höheren allgemeinen Trainingszustand der Muskulatur ausdrücken könnte.

Neben dem Bewegungsverhalten sind für den sommerlichen Anstieg der Muskelkraft sicherlich in hohem Maße kosmische Faktoren verantwortlich zu machen.

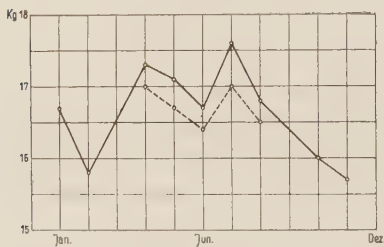


Abb. 5. Dynamische Jahreskurve. Maximal realisierbare Muskelkraft: Jahresablauf, 1 Vp. — = Mittlere Maximalwerte. - - - = Mittelwerte.

Besprechung der Ergebnisse

Der ursprüngliche Gedanke, einen möglichst umfassenden Überblick über das Verhalten der realisierbaren menschlichen Muskelkraft in größeren Zeiträumen experimentell zu gewinnen, konnte aus äußeren Gründen in dieser Arbeit nicht voll verwirklicht werden.

Die einleitend präzisierten Fragen sind zwar im wesentlichen beantwortet, jedoch führen sie zu weiteren neuen Problemen und zu Schlüssen, die der Diskussion und der weiteren Überprüfung bedürfen.

Die Abhängigkeit der dynamischen Lebenskurve vom zivilisatorischen Status, wie dies aus angeführten anderen Untersuchungen zu schließen ist, spiegelt sich deutlich auch in der dynamischen Tageskurve wieder. Die Eingipfeligkeit der Lebens- und der Jahreskurve scheint uns — im gemäßigten Klima — recht sicher. Aber auch die Tageskurve dürfte nach vorliegenden Indizien in Parallele zur Auffassung von *Graf*³ über die physiologische Arbeitskurve einen eingipfeligen Grundrhythmus haben. Der direkte Einfluß kosmischer Faktoren, insbesondere der Sonnenstrahlung, ist bedeutend bei der Jahreskurve, während der kurze Tagesrhythmus eher anderen, mehr indirekten Einflüssen (z. B. dem Föhn) unterliegt. Einen Hinweis auf die positive Änderung des vegetativen Tonus — der unseres Erachtens das Regulans der realisierbaren Muskelkraft ist — durch (Ultraviolett-) Lichteinwirkung gaben schon *Lehmann* und *Szakáll*¹¹ durch ihre über Monate durchgeführten Experimente an lichtungsrigen Bergleuten.

Die Abnahme der Muskelkraft durch allgemeine zentrale Ermüdung ist hier für die dynamische Tageskurve deutlich gemacht worden; sie ist allerdings normalerweise gering bei existentiellern Verhalten. Die Enttäuschung, die nach *v. Muralt*¹⁴ die ergographische Methode von *Mosso*¹⁴ als

Test für allgemeine zentrale Ermüdung in der Industrie brachte, sollte sich u. E. bei Anwendung einer dynamometrischen Methode nicht wiederholen müssen.

Untersuchungen, die praktisch längere Arbeit vom Individuum verlangen, fordern von ihm zugleich höhere psychische Mitbeteiligung als kurzdauernde. Die psychische Mitbeteiligung variiert aber intra- und interindividuell weniger für einen Augenblick als für eine längere Zeitdauer. Exakte Rechenexperimente von *Heumann*⁵, aber auch Beobachtungen bei bestimmten Konstitutionstypen und bei primitiven Völkern zeigen, daß man die Resultate länger dauernder Ermüdungstests mehr nach der Seite der psychischen Ausdauer als nach der physiologischen zentralen Ermüdung wird interpretieren müssen.

Bei Experimenten mit einigen Personen tritt stets die Versuchung auf, interindividuelle Verschiedenheiten zum Anlaß einer Typenaufstellung zu nehmen. Ihr sollte man u. E. nur nachgeben, wenn von einem praktischen Gesichtspunkt her die Konstatierung gradueller Unterschiede nicht befriedigt.

Ein praktischer Gesichtspunkt scheint uns bei den gezeigten dynamischen Typen von Seiten der Medizin, des Sports und der Arbeit gegeben: Ist ein Individuum im Tagesablauf extrem zentral ermüdend oder entmüdend; ist es in seinen dynamischen Äußerungen extrem unregelmäßig?

Eine *difficile* Methode zahlreicher Messungen und Meßtage ist praktisch unbrauchbar. Der höchste Tageswert liegt irgendwo. Mit großer Konstanz aber liegt der Nachmittag-Wert (1 Std. p.c.) sehr tief resp. als Tiefster im Kurvenbild.

Für die Bestimmung des „reinen“ dynamischen Typs, d. h. bei existentielltem Verhalten, sowie für die Bestimmung des typischen dynamischen Verhaltens im Laufe des Arbeitstages vom Standpunkt der zentralen und peripheren Ermüdbarkeit und der Leistungsbereitschaft würde wahrscheinlich eine Morgen-, Mittag- und Abendmessung genügen. Solche Messungen in Form von Dreiecksflächen dargestellt, geben — nach einigen Proben, die wir anstellten — guten Einblick in das dynamische Grundgefüge des betreffenden Individuums. Wir glauben dieses Vorgehen für aussichtsreich halten zu dürfen, da die Kurven völlig gesunder und ausgeglichener Personen sich der Modellform der dynamischen Tageskurve stark annähern oder mit ihr sogar zusammenfallen.

Zusammenfassung

1. An 6 Vpn wurde das Verhalten der maximalen Muskelkraft innerhalb des Tages (an 1 davon nur während der Tagesmitte) bei standardisiertem Tagesablauf dynamometrisch untersucht. Bei 2 Vpn wurde der Tagesablauf variiert. An 1 Vp wurde das Verhalten der Muskelkraft innerhalb des Jahres untersucht. Aus den Ergebnissen der Untersuchung ist folgendes zu schließen:

2. Die maximal realisierbare Muskelkraft zeigt im Laufe des Tages rhythmische Schwankungen, die analog der physiologischen Arbeitskurve verlaufen (generelle dynamische Tageskurve). Dieser *Grundrhythmus* wird durch individuelle Besonderheiten und durch gewöhnliche exogene und endogene Störfaktoren nicht verändert. Der individuelle Einfluß auf die Tageskurve ist nichts-

destoweniger sehr erheblich (typische dynamische Kurven) und berechtigt zur Aufstellung bestimmter dynamischer Typen. Als wichtigster Einfluß tritt die Lage der Wachzeit und der Nahrungsaufnahme innerhalb des Tages auf. Es besteht *keine* feste Beziehung zwischen Uhrzeit und Tagesrhythmus. Allgemeine zentrale Ermüdung, als wichtiger endogener Faktor, wirkt sich bei existentielltem Verhalten (= Untätigkeit) nur geringgradig auf die Maximalkraft aus. Kräftige Muskelarbeit, schwere körperliche Störungen und starke klimatische Einwirkungen (z. B. Föhn) dagegen zeigen deutlichen Einfluß.

Die Schwankungen der Muskelkraft im Laufe des Tages, des Monats und des Jahres liegen gewöhnlich zwischen 5—10 % unterhalb des höchsten erreichbaren Maximalwertes (temporärer Maximalwert).

Die dynamische Jahreskurve zeigt einen deutlichen Sommergipfel, der hauptsächlich der erhöhten Sonnenbestrahlung zugeschrieben werden muß.

Als *Grundform* der dynamischen Lebens-, Jahres- und Tageskurve ist eine *eingipflige* Kurve anzunehmen, die durch biotische, kosmische und zivilisatorische Einflüsse verändert werden kann und konstitutionstypische Variationen zeigt.

3. Es wird eine eingehende Untersuchung des Einflusses der Nahrungsaufnahme auf die dynamische Tageskurve vorgeschlagen und eine dynamometrische Methode zur Messung peripher und zentraler Ermüdung im Tagesablauf angegeben.

4. Die rhythmischen Veränderungen der realisierbaren Maximalkraft werden als Ausdruck veränderter vegetativer Tonuslage interpretiert.

Summary

Human muscular force follows a basic rhythm, which finds its expression in a curve with one summit, during the course of the life, the year and the day. The muscular rhythm is not determined by the hour of the day but by the habits formed by civilization. It is possible to distinguish between different variations of the daily rhythm which variations are typical for certain constitutions.

Résumé

La force musculaire humaine suit un rythme basilaire qui se traduit par une courbe à culmination unique dans la vie, dans l'année et dans la journée. Le rythme musculaire n'est pas soumis au règne de l'heure, mais des habitudes formées par la civilisation. L'on peut déterminer des variations du rythme journalier typiques pour certaines constitutions.

Schrifttum

- 1 Fleisch, A. und E. Grandjean, Helvet. Physiol. acta 6 (1948): 474 — 2 Gould, zit. n. J. Ranke: Der Mensch (I), Leipzig und Wien 1920 — 3 Graf, O., Arbeitsphysiologie 7 (1934): 358 — 4 Hartmann, H., Luftfahrtmed. 1 (1936): 2 — 5 Heumann, zit. n. Kraepelin, E., Die Arbeitscurve, Leipzig, 1902 — 6 Kost, R., G. Kunze und L. Schulz, Arbeitsphysiologie 7 (1934): 134 — 7 Kunze, G., Arbeitsphysiologie 9 (1937): 37 — 8 Lagrange, F., Physiologie de l'Exercice, Limoges, 1888 — 9 Lehmann, G., Praktische Arbeitsphysiologie, Stuttgart 1953 — 10 Lehmann, G. und H. Michaelis, Arbeitsphysiologie 11 (1941): 376 — 11 Lehmann, G. und A. Szakáll, Arbeitsphysiologie 13 (1944): 101 — 12 Lindhard, J., Erg. Physiol. 33 (1931): 337 — 13 Menzel, W., Arbeitsphysiologie 14 (1950): 304 — 14 v. Muralt, A., Praktische Physiologie, Berlin und Heidelberg, 1948 — 15 Orestskowsky, A. und E. Kraepelin, Psych. Arb. 3 (1901): 587 — 16 Quetelet, A., Anthropométrie, zit. n. Weissenberg (1), 1870 — 17 de Rudder, B., Wetter und Jahreszeit als Krankheitsfaktoren, Berlin 1931 — 18 Stoppel, R., zit. n. Kunze (6): Planta (Berl.) 2 (1926): 342 u. 356 — 19 Weissenberg, S., Das Wachstum des Menschen, Stuttgart 1911 — 20 Wiesinger, K. und H. Werner, Helvet. Physiol. acta 6 (1948): 540

Anschrift des Verfassers: Dr. Walter Huesch, Zürich 56, Affolternstraße 159.

*Aus dem Physiologischen Institut der Universität Wien
(Vorstand: Prof. Dr. G. Schubert)*

Objektivierung und Analyse des vestibulären Coriolis-Effektes

Von H. Bornschein und G. Schubert

Mit 7 Abbildungen

Eingegangen am 4. März 1954

Wenn ein Körper innerhalb eines rotierenden Systems eine zusätzliche Bewegung durchführt, die nicht parallel zur Achse des Systems erfolgt, so wirkt auf den bewegten Körper eine Trägheitskraft, die ihm eine positive oder negative Beschleunigung erteilt. Diese als Coriolis-Beschleunigung bezeichnete physikalische Größe wurde 1931 von *Schubert*¹ in die Reizlehre eingeführt. Als Reizeffekte sind bisher Scheindrehempfindungen und vegetative Reaktionen bekannt (*Schubert*^{2, 3}), wobei die erstgenannten Erscheinungen bereits als Schwellenkriterium herangezogen wurden, um die Größenordnung physiologisch wirksamer Coriolis-Beschleunigungen zu bestimmen (*Schubert*⁴). Die Art der empfindungsanalytisch differenzierbaren Effekte sowie die rein physikalische Analyse (*Schubert*², *Meda*⁵) deuten darauf hin, daß als Rezeptionsorgan vor allem das Bogenangssystem in Betracht kommt. Ein näherer Einblick in den vestibulären Reizmechanismus kann allerdings erst dann gewonnen werden, wenn ein Reizeffekt vorliegt, der sich objektiv erfassen und quantitativ verfolgen läßt. Wenn es sich tatsächlich um Erregungen des Bogenangsystems handelt, dann kommt als derartiger Effekt vor allem der vestibuläre Nystagmus in Frage. Bei den bisherigen Versuchen im rotierenden Laboratorium und in Zentrifugen gelang der Nachweis eines solchen Nystagmus nicht, wobei allerdings beidäugige Fixation von seiten der Versuchsperson beibehalten und damit gleichzeitig optische Erregung gesetzt wurde. Die vorliegende Untersuchung betrifft daher zunächst die Frage, ob und unter welchen Bedingungen beim Versuchstier wie beim Menschen durch Coriolis-Beschleunigungen Nystagmus ausgelöst werden kann. Ferner soll durch Registrierung desselben bei gleichzeitiger Festlegung der Größenordnung und Wirkzeit der Beschleunigung versucht werden, einen näheren Einblick in die peripheren Reizvorgänge zu gewinnen.

I

Der Coriolis-Nystagmus beim Meerschweinchen

Methodik

Versuchstiere waren 15 Meerschweinchen (500—600 g), von denen einige mehrmals verwendet wurden. Als Tierbrett wurde ein oben offenes Kästchen benutzt, in welchem sich das in natürlicher Haltung sitzende wache Tier vollkommen ruhig verhielt, sodaß nur sein Kopf mittels eines Kopfhalters starr fixiert wurde. Zwecks Ausschaltung optischer Reize wurden beide Augen mit Klebestreifen verschlossen und der Raum während des Versuches verdunkelt. Der Auslösung von Coriolis-Beschleunigungen dienten zwei noch näher zu beschreibende Apparaturen, die wahlweise auf einer Drehscheibe montiert werden konnten und zwei verschiedene Arten von Relativbewegungen ermöglichten (Kippung bzw. Translation). Eine gleichförmige Rotation als Grundbewegung wurde durch elektrischen Antrieb der mit großen Massen (Bleiplatten) belasteten Drehscheibe erzeugt, wobei die während des Versuchs konstant gehaltene Winkelgeschwindigkeit zwischen $25^\circ/\text{sec.}$ und $200^\circ/\text{sec.}$ variiert werden konnte. Zwecks Vereinfachung der Versuchsbedingungen wurden ausschließlich Drehungen im Uhrzeigersinn durchgeführt.

Das Elektronystagmogramm (ENG) wurde vom linken Auge mittels 5 Elektroden abgeleitet, die aus feinen gekrümmten Stahlnadeln bestanden, mit denen die Haut jeweils zweimal durchstoßen wurde (Distanz der beiden Stichstellen = Längsdurchmesser der Ableitfläche = ca. 2 mm). Ein Elektrodenpaar wurde nasal bzw. temporal in einem durch inneren und äußeren Lidwinkel verlaufenden Meridian angelegt, ein zweites Elektrodenpaar infra- bzw. supraorbital in einem senkrecht hierzu stehenden und durch die Pupillenmitte verlaufenden Meridian. Die 5. Elektrode wurde unter dem linken Ohr angelegt und diente als Erdelektrode. Durch einen Umschalter konnten wahlweise die von einem der beiden Elektrodenpaare abgeleiteten Potentiale einem Vorverstärker (Grass-P-4 in Gegentakt-Schaltung) zugeleitet werden, der in dem rotierenden Anteil der Drehscheibe eingebaut war. Der Ausgang des Verstärkers war über einen Schleifring an der Drehscheibenachse mit dem Eingang eines Kathodenstrahl-oszillographen verbunden. Zwei weitere Schleifringe dienten der Erdung bzw. der Verbindung mit einem zweiten Oszillographen zur Aufzeichnung der Relativbewegung (Reizmarkierung). Da die verwendeten Verstärkersysteme kondensatorgekoppelt waren, wurden nur rasche Spannungsänderungen verzerrungsfrei wiedergegeben. Für die Nystagmusregistrierung war dies nur insofern von Bedeutung, als das Schlagfeld des Auges nicht bestimmt werden konnte. Die Registrierung erfolgte photographisch (Papierfilm, Geschwindigkeit 6 cm/sec). Zur Auswertung gelangten 159 Aufnahmen. Bei einem Teil der Versuche (Vektorbestimmung) wurde das Schirmbild direkt beobachtet und nicht registriert.

Erzeugung definierter Relativbewegungen:

Kippung:

Bei dieser Anordnung konnte das Tierbrett um eine horizontale Achse gekippt werden, die für das Tier in transversaler Richtung verlief. Die Geschwindigkeit bzw. Beschleunigung der Kippbewegung konnte durch Schwerpunktsverlagerung (Laufgewicht) variiert werden; die Begrenzung des Kippwinkels erfolgte durch eine rückschlagfreie Reibungsbremse (Holzkeilbremse). An der erwähnten horizontalen Achse waren zwei verstellbare Zeiger angebracht, die auf einer Gradeinteilung die Ablesung des Kippwinkels und des jeweiligen Neigungswinkels der ENG-Ableitung ermöglichten. Der Achsstummel war ferner mit dem Schleifer eines Drehpotentiometers mechanisch gekoppelt, wodurch eine Registrierung der Relativbewegung möglich war (Reizmarkierung im ENG mittels des zweiten Kathodenstrahl-oszillographen). Zum Zwecke einer exakten Analyse der Relativbewegung war die Achse schließlich noch mit einem Hebelarm versehen, auf dem eine Liliput-Glimmlampe verschiebbar angebracht war.

Sie wurde im jeweiligen Versuch so eingestellt, daß ihr Abstand von der horizontalen Kippachse der dreifachen Distanz Achse—Labyrinth entsprach. Bei Betrieb mit einem elektronischen Impulsator erzeugte die Lampe Lichtblitze in Intervallen von 10 msec. Aus photographischen Aufnahmen der Lichtspur während der Kippbewegung konnte das Geschwindigkeits-Zeit-Diagramm der letzteren leicht bestimmt werden.

Translation:

Für diese Versuche waren auf der Drehscheibe zwei Schienen angebracht, auf welchen das mit 4 Rädern versehene Tierbrett in radialer Richtung bewegt werden konnte. In Ruhestellung befand sich der Kopf des Tieres über dem Mittelpunkt der Drehscheibe. Die Translationsbewegung wurde durch einen Impuls ausgelöst, der dem Tierbrett durch einen Winkelhebel (mit Laufgewicht an einem Arm) erteilt wurde, wobei das Tier mit dem Kopf voran in Richtung der Drehscheibenperipherie bewegt wurde. Die Bewegung wurde durch Fliehkräfte aufrechterhalten und nach einem Weg von 35 cm Länge durch Holzkeilbremsen rasch gestoppt. Die Analyse der Translationsbewegung erfolgte ähnlich wie bei der Kippbewegung mit Hilfe von Lichtspuraufnahmen. Das Liliput-Glimmlämpchen war in diesem Fall auf einem Bügel über dem Kopf des Tieres angebracht. Die Aufnahmeapparatur befand sich 2 m senkrecht über dem Mittelpunkt der Drehscheibe. Es wurden Blitzintervalle von 25 msec verwendet. Die Lichtspuraufnahmen mußten bei der Translationsbewegung im Gegensatz zur Kippbewegung während der Rotation durchgeführt werden, da die Fliehkräfte, wie bereits erwähnt, an dieser Form der Relativbewegung wesentlich beteiligt waren.

Ergebnisse

Zunächst wurde die grundlegende Tatsache festgestellt, daß Coriolis-Beschleunigungen beim Meerschweinchen Nystagmus auslösen. Wie Abb. 1 zeigt, bewirkt eine Kippbewegung während andauernder gleichmäßiger Drehung einen nach kurzer Latenz ausbrechenden heftigen Nystagmus, während die Kippbewegung allein wirkungslos ist. Aufschlußgebend über die Richtung dieses Nystagmus ist ein Vergleich mit dem durch positive bzw. negative Winkelbeschleunigung verursachten Nystagmus, wie er nur am Beginn und am Ende einer ansonsten mit konstanter Winkelgeschwindigkeit durchgeführten Drehbewegung als sog. per- bzw. postrotatorischer Nystagmus auftritt (Abb. 1 C und D). Der Vergleich zeigt, daß die Richtung des Coriolis-Nystagmus beim Kippen nach vorwärts offenbar annähernd die gleiche ist wie diejenige des perrotatorischen Nystagmus und daß sie daher ungefähr der Drehrichtung

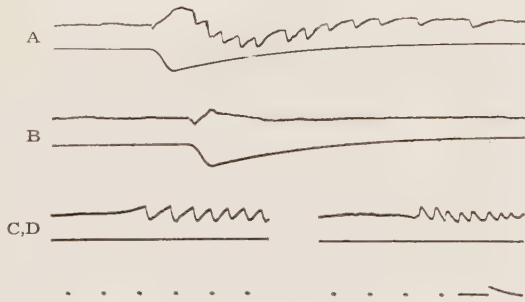


Abb. 1. ENG beim Meerschweinchen, supra-
infraorbitale Ableitung.

A: Coriolis-Nystagmus: Kippbewegung (45° in 0,3 sec) während konstanter Rotation (100° / sec).

B: Kontrolle: Kippbewegung allein.

C: Perrotatorischer Nystagmus (Rotationsbeginn).

D: Postrotatorischer Nystagmus (Rotationsende).
Eichung: 0,5 sec; 0,2 mV.

entspricht. Eine genauere Bestimmung der Schlagrichtung wurde durch die Verwendung verschiedener Ableitungen ermöglicht. Da es sich beim Meerschweinchen um ein Tier mit seitlich stehenden Augen handelt, ändert sich durch die Kippung der Winkel zwischen Ableitungs- und Horizontalebene. Um den Vektor des Coriolis-Nystagmus zu bestimmen, wurde der Winkel, den die beiden senkrecht aufeinander stehenden ENG-Ableitungen nach der Kippbewegung mit der Horizontalebene bilden, solange variiert, bis die Nystagmus-Amplitude in der supra-infraorbitalen Ableitung ein Maximum, in der temporo-nasalen Ableitung hingegen ein Minimum erreichte. Bei 4 verschiedenen Tieren ergab sich dabei übereinstimmend, daß der Coriolis-Nystagmus des linken Auges bei den gewählten Versuchsbedingungen (Drehung im Uhrzeigersinn und Kippung nach vorwärts) schräg nach nasal und oben gerichtet war, wobei der Winkel zwischen Vektor und Horizontalebene etwa 30° betrug.

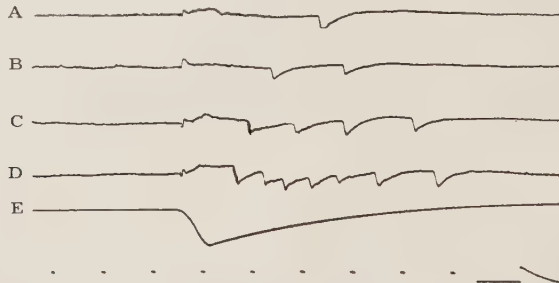


Abb. 2. Coriolis-Nystagmus bei verschiedenen Reizintensitäten (Meerschweinchen). Relativbewegung: Kippung um 50° in 0,3 sec. Rotationsgeschwindigkeit:

A: 25 $^\circ$ /sec

B: 50 $^\circ$ /sec

C: 100 $^\circ$ /sec

D: 200 $^\circ$ /sec

E: Reizmarkierung (auslösende Kippbewegung).

Eichung: 0,5 sec; 0,5 mV.

Um den Einfluß der Reizintensität auf den Coriolis-Nystagmus zu untersuchen, kam sowohl eine Änderung der Drehgeschwindigkeit (ω) als auch der Relativgeschwindigkeit (v_{rel}) in Frage, da die Coriolis-Beschleunigung durch beide Faktoren in gleicher Weise bestimmt wird ($b_{cor} = 2 \omega \cdot v_{rel}$). Da aus bereits besprochenen Gründen die Amplitude des ENG nicht nur von der Nystagmus-Amplitude, sondern auch von dem Winkel zwischen Nystagmusvektor und Ableitebene abhängt, mußte letztere möglichst konstant gehalten werden. Ferner war die Dauer der Relativbewegung und damit die Wirkzeit der Coriolis-Beschleunigung konstant zu halten, da mit einem wesentlichen Einfluß des Zeitfaktors auf die Reizschwelle gerechnet werden mußte. Beide Forderungen konnten unter den gegebenen Versuchsbedingungen wohl bei Variation der Drehgeschwindigkeit exakt erfüllt werden, nicht aber bei Variation der Relativbewegung, sodaß die Abstufung der Reizintensität (Coriolis-Beschleunigung) ausschließlich durch eine entsprechende Abstufung der Drehgeschwindigkeit (ω) vorgenommen wurde. Das Ergebnis eines derartigen Versuches ist in Abb. 2

dargestellt. Mit der Größe der Coriolis-Beschleunigung nehmen Frequenz und Dauer des Nystagmus zu, während kein eindeutiger Einfluß auf die Nystagmus-Amplitude festzustellen war. Hinsichtlich der Empfindlichkeit bestanden beträchtliche Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchstieren. Ferner wurde bei rasch wiederholten Reizen ein Empfindlichkeitsverlust beobachtet, der jedoch durch entsprechend lange Reizpausen vermieden werden konnte.

Die als Relativbewegung verwendete Kippung ist insoferne komplexer Natur, als es sich um eine Bewegung längs einer Kreisbahn handelt. Um die wichtige Frage zu entscheiden, ob die auf alle Teile des Vestibularapparates in gleicher Weise einwirkende Bahnbeschleunigung die Ursache des Coriolis-Nystagmus darstellt, wurde in aufeinanderfolgenden Versuchen am jeweils gleichen Tier die Kippbewegung durch eine einfache geradlinige Bewegung ersetzt. Es gelang in keinem dieser Versuche, durch eine einfache Translationsbewegung Nystagmus auszulösen. Dies galt auch für den Fall, daß Größe und Dauer der Coriolis-Beschleunigung die bei der Kippbewegung resultierenden Werte wesentlich übertrafen (Abb. 3). Damit wurde der Beweis erbracht, daß nicht die auf den Vestibularapparat in seiner Gesamtheit einwirkende Coriolis-Beschleunigung den eigentlichen Reiz darstellt, sondern Beschleunigungsdifferenzen zwischen verschiedenen Abschnitten des Bogengangsystems. Anders ausgedrückt bedeutet dies, daß die zur Erzeugung eines Coriolis-Nystagmus notwendige Relativbewegung rotatorisch sein muß, wobei nicht die Bahn-, sondern die Winkelgeschwindigkeit maßgebend ist.

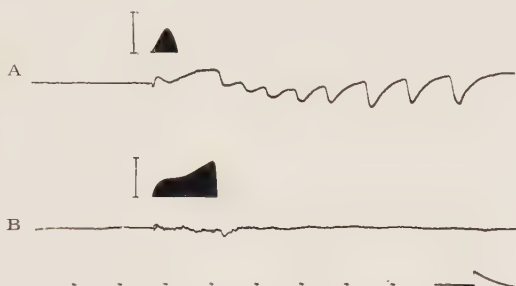


Abb. 3. Unwirksamkeit der translatorischen Bewegungskomponente.

A: Kippbewegung (55° in 0,25 sec).

B: Reine Translation.

Die Kurven über den ENG stellen die integrale Geschwindigkeit der Relativbewegung dar (Marke: 1 m sec). Zwei aufeinanderfolgende Versuche bei demselben Tier mit gleicher konstanter Rotationsgeschwindigkeit ($100^\circ/\text{sec}$).

Eichung: 0,5 sec; 0,5 mV.

II

Der Coriolis-Nystagmus beim Menschen

Methodik

Die Versuche wurden bei insgesamt 8 Versuchspersonen durchgeführt (männlich, Alter 19—25 Jahre). Alle Vpn. zeigten bei der klinischen Drehprüfung eine normale vestibuläre Erregbarkeit. Drei Vpn. konnten zu häufig wiederholten Versuchen herangezogen werden, da sie im Gegensatz zu den übrigen Vpn. nicht mit heftigen vegetativen Symptomen reagierten, die u. U. eine vorzeitige Beendigung des Versuches erzwingen konnten. Die Vp. saß auf einem Drehstuhl, der zwecks größerer Konstanz von Schwerpunkt und Drehgeschwindigkeit mit großen Massen belastet war. Die Winkelgeschwindigkeit konnte zwischen $20^\circ/\text{sec}$

und $180^\circ/\text{sec}$ variiert und während des Versuchs konstant gehalten werden. Die Drehung erfolgte stets im Uhrzeigersinn. Zur Erzeugung intralabyrinthär wirk-samer Coriolis-Beschleunigungen wurden während der Drehung zwei verschiedene Kopfbewegungen durchgeführt. Dabei wurde der Kopf entweder aus der normalen aufrechten Haltung um etwa 60° nach vorwärts geneigt oder umgekehrt aus der letzteren Stellung bis zur aufrechten Haltung gehoben. Da es sich bei diesen Relativbewegungen um aktive Bewegungen handelte, war ihre Geschwindigkeit im Gegensatz zu den Meerschweinchen-Versuchen (passive Kippung) nicht streng reproduzierbar. Bei langsamen Bewegungen (Dauer bis zu 5 sec) wurde ihr Beginn und ihr Ende im ENG markiert. In einigen Fällen wurde das Vorwärtsneigen des Kopfes so rasch als möglich ausgeführt, wobei sich aus Lichtspuraufnahmen, die zu Kontrollzwecken vorgenommen wurden, eine Bewegungsdauer von 0,25—0,28 sec ergab.

Das ENG wurde vom linken Auge der Vp. abgeleitet, wobei im wesentlichen die von Monnier und Hufschmidt⁶ beschriebene Elektrodentechnik verwendet wurde. Die differenten Elektroden bestanden aus chlorierten Silberscheibchen von 8 mm ϕ , die mit Elektrodenpaste bestrichen und mittels Kollodiumlösung auf die vorher mit Aether entfettete Haut aufgeklebt wurden. Je eine solche Elektrode wurde unter dem inneren bzw. dem äußeren Lidwinkel auf den unteren Orbitalrand geklebt. Mit dieser Ableitung konnte die Projektion des Nystagmus auf die Schnittgerade der Horizontalebene mit einer senkrecht dazu stehenden Transversalebene registriert werden (horizontale Komponente des Nystagmus). Als indifferente (Erdungs-) Elektrode diente eine 5×10 cm große Silberplatte, die sich an der Unterseite eines breiten Stirnbandes befand. Letzteres trug ferner die Anschlüsse, durch welche die Elektrodenleitungen mit dem Eingangskabel des Vorverstärkers verbunden waren. Der Vorverstärker befand sich über dem Kopf der Vp. auf einem Aufbau des Drehstuhls. Auf diese Weise wurde erreicht, daß die Vp. den Kopf vollkommen frei bewegen konnte, ohne die Nystagmusregistrierung zu stören. Um den Einfluß optischer Reize auszuschalten, wurde der Vp. eine lichtundurchlässige, dicht abschließende Schutzbrille angelegt und überdies der Raum während des Versuchs verdunkelt. Die Gegenteil-Schaltung des Vorverstärkers (Grass P-4) genügte zur Vermeidung von elektrischen Störungen, sodaß eine elektrische Abschirmung der Vp. nicht notwendig war. Die Bedeutung der Zeitkonstante des Verstärkers wurde bereits erwähnt. Der Ausgang des Vorverstärkers war über Schleifringe mit dem Eingang des Kathodenstrahloszillographen verbunden. Ein zweiter Oszillograph diente zur Markierung von Beginn und Ende der Kopfbewegungen. Die Registrierung wurde in gleicher Weise wie bei früher beschriebenen Versuchen durchgeführt. Um die Größenordnung der beobachteten Augenbewegungen bestimmen zu können, wurden in jedem Versuch Blickrichtungen durchgeführt (Aufnahme willkürlicher Blickbewegungen von definierter Größe). Zu diesem Zweck wurde der Vp. die Schutzbrille abgenommen und eine horizontale Tangentenskala vorgesetzt, die drei verschiebbare Lämpchen trug. Zur Auswertung kamen 73 Aufnahmen.

Ergebnisse

Ähnlich wie beim Meerschweinchen konnte auch beim Menschen durch Heben und Senken des Kopfes ein ausgeprägter Nystagmus ausgelöst werden, wenn die Kopfbewegungen während einer andauernden gleichmäßigen Rotation der Vp. erfolgten (Abb. 4). Damit wurde die vestibuläre Reizwirkung der Coriolis-Beschleunigungen beim Menschen auch objektiv nachgewiesen. Die hierbei erhobenen Befunde sollen nur soweit besprochen werden, als sie von den Ergebnissen der Meerschweinchenversuche abweichen. Für eine quantitative Analyse eigneten sie sich schon deshalb

weniger als die letztgenannten Versuche, da die Relativbewegung aktiv erfolgte und daher in ihrer Richtung nicht zwangsläufig vorbestimmt war. Insbesondere bei hohen Drehgeschwindigkeiten störten die auf den Kopf einwirkenden Corioliskräfte rein mechanisch die Kopfbewegung und verzerrten sie überdies durch vestibuläre Reflexe, die mit den Scheinkippempfindungen gekoppelt auftraten. Aus diesem Grunde wurde von einer eingehenden Untersuchung der Beziehung zwischen Reizintensität und -effekt abgesehen. Es sei jedoch erwähnt, daß die Winkelgeschwindigkeit jener langsamsten Drehung, bei welcher ein Heben oder Senken des Kopfes einen eben noch angedeuteten Nystagmus verursachte, bei 3 Vpn. zwischen $20^\circ/\text{sec}$ und $25^\circ/\text{sec}$ lag. Auffallend war ferner die Tatsache, daß der Nystagmus auch dann auftrat, wenn die Kopfbewegung relativ langsam durchgeführt wurde (vgl. Abb. 4). Hierbei ist allerdings zu berücksichtigen, daß infolge des gleichbleibenden Ausmaßes der Kopfbewegung (etwa 60°) jede Reduktion der Relativgeschwindigkeit A und damit der Coriolis-Beschleunigung automatisch eine entsprechende Erhöhung der Wirkzeit bedingte.

Hinsichtlich der Nystagmusrichtung ergab sich zunächst die keineswegs überraschende Tatsache, daß der Coriolis-Nystagmus beim Senken und Heben des Kopfes in entgegengesetzten Richtungen schlug (Abb. 5 A u. B). Größere Schwierigkeiten bereitete die Feststellung der absoluten Schlagrichtung, da im ENG nur die Projektion des Nystagmus-Vektors auf die horizontale Ableitebene beobachtet werden konnte. Es wurde daher ver-

sucht, die ungefähre Richtung des Coriolis-Nystagmus durch Vergleich mit bekannten Nystagmusformen zu bestimmen. Dabei zeigte sich, daß der bei Senken des Kopfes auftretende Coriolis-Nystagmus im ENG die gleiche Richtung besaß wie der bei aufrechter Kopfhaltung registrierte postrotatorische Nystagmus (Abb. 5 A u. C). Da nach den Meerschweinchen-Versuchen gerade das Gegenteil zu erwarten war, wurde daraufhin untersucht, ob es sich bei dem registrierten menschlichen Coriolis-Nystagmus um die Projektion eines Rollnystagmus handeln könne. Bekanntlich tritt der per- und postrotatorische Nystagmus als Rollnystagmus auf, wenn bei normaler Kopfhaltung die Drehachse in sagittaler Richtung verläuft bzw. wenn die Drehung im üblichen Drehstuhl bei um 90° vorgebeugtem Kopf erfolgt. Von den unter diesen Bedingungen aufgenommenen ENG deckte sich nunmehr dasjenige des perrotatorischen Nystagmus weitgehend mit dem ENG des Coriolis-Nystagmus bei Kopfsenken (Abb. 5 A und E). Der experimentelle Befund entspricht daher durchaus der Annahme, daß es sich beim menschlichen Coriolis-Nystagmus um einen Roll-

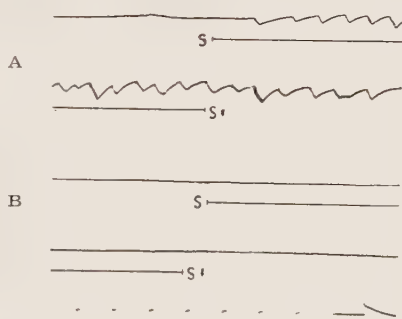


Abb. 4. ENG des Coriolis-Nystagmus beim Menschen.

A: Konstante Rotation ($140^\circ/\text{sec}$). Während des Signals SS' wird der Kopf aus einer um 60° vorgelegten Lage langsam gehoben.

B: Kontrolle (Kopfbewegung allein).

Eichung: 0,5 sec; 0,2 mV.

nystagmus handelt, der bei Senken des Kopfes im Uhrzeigersinn schlägt. Somit stimmen die bei Meerschweinchen und Mensch erhobenen Befunde prinzipiell auch hinsichtlich der Nystagmusrichtung überein, da ein Unterschied der Nystagmusform auf Grund der verschiedenen Augenstellung von vorneherein zu erwarten war. Von besonderer Bedeutung ist diese Frage für die Theorie des vestibulären Coriolis-Effektes, auf die im nächsten Abschnitt näher eingegangen werden soll.

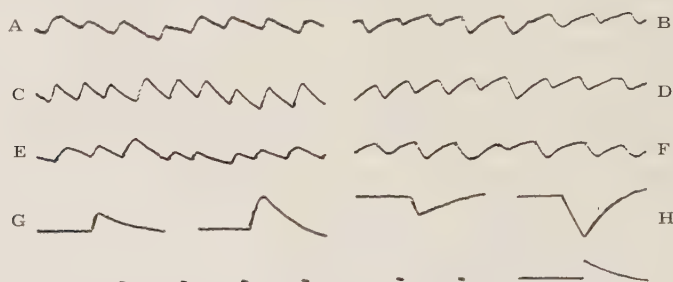


Abb. 5. Vergleich des Coriolis-Nystagmus mit anderen Nystagmusformen beim Menschen.

A: Coriolis-Nystagmus durch Senken des Kopfes (60° in 1 sec) während konstanter Rotation ($140^\circ/\text{sec}$).

B: Coriolis-Nystagmus bei Heben des Kopfes unter gleichen Bedingungen.

C: Postrotatorischer Nystagmus bei normaler Kopfhaltung.

D: Perrotatorischer Nystagmus unter den gleichen Bedingungen.

E: Perrotatorischer Nystagmus bei um 90° vorgebeugtem Kopf.

F: Postrotatorischer Nystagmus unter den gleichen Bedingungen.

G: Blickbewegungen nach links (10° bzw. 30°).

H: Blickbewegungen nach rechts (10° bzw. 30°).

Eichung: 0,5 sec; 0,2 mV.

III

Analyse des vestibulären Coriolis-Effektes

Wie das experimentell nachgewiesene Auftreten von Nystagmus zeigt, besitzen bestimmte Coriolis-Beschleunigungen eine ausgesprochene Reizwirkung auf den Bogengangssystem. Die mechanischen Eigenschaften des Cupula-Endolymph-Systems entsprechen bekanntlich nach einem Konzept von *Steinhausen*⁷ dem Prinzip des überkritisch gedämpften Federpendels. Diese Auffassung kann als gesichert gelten, da sie in den letzten Jahren sowohl durch empfindungsanalytische als auch durch elektrophysiologische Untersuchungen gestützt wurde, wobei es gelang, die physikalischen Konstanten des Systems zu bestimmen (*van Egmond, Groen und Jongkees*⁸, *Groen, Lowenstein und Vendrik*⁹). Bei der Analyse der vorliegenden Versuchsergebnisse war eine Berücksichtigung dieser Systemkonstanten nicht notwendig. Es galt lediglich, Richtung und Größe jener einfachen „äquivalenten“ Winkelbeschleunigung zu bestimmen, die theoretisch die gleiche Reizwirkung auf das Bogengangssystem ausüben müßte wie die untersuchten Coriolis-Beschleunigungen. Voraussetzung war natürlich eine gleiche Wirkzeit beider Größen, da die Auslenkung der Cupula bei kurz-

dauernden Winkelbeschleunigungen (α) der Wirkzeit (T) proportional ist (Muldersches Gesetz: $\alpha \cdot T = \text{konst.}$).

Die als Relativbewegung verwendete Kippung kann in eine translatorische und eine rotatorische Bewegungskomponente zerlegt werden. Wie die beim Meerschweinchen durchgeführten Versuche mit reinen Translationsbewegungen zeigen, vermag die translatorische Komponente keinen Nystagmus auszulösen. Der experimentelle Befund entspricht durchaus der theoretischen Erwartung. Die Translation bedingt in sämtlichen Abschnitten des Bogenganges hinsichtlich Richtung und Größe gleiche Coriolis-Beschleunigungen, so daß sich die Trägheitskräfte wie bei einer einfachen Progressivbeschleunigung im ringförmigen geschlossenen System aufheben und daher keine Flüssigkeitsströmung verursachen können. Die Analyse vereinfacht sich dadurch insofern, als lediglich die rotatorische Komponente der Kippbewegung berücksichtigt werden muß.

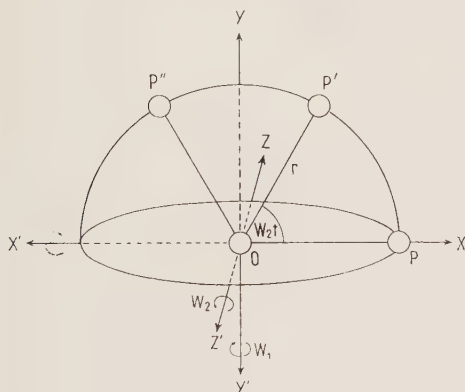


Abb. 6

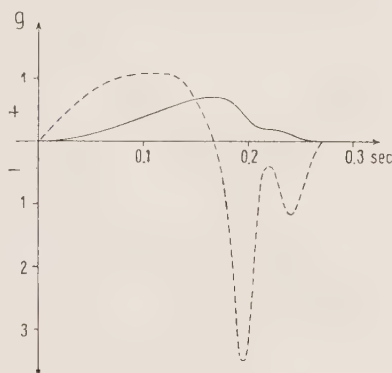


Abb. 7

Abb. 6. Schematische Darstellung der doppelten Rotation eines Bogenganges um zwei aufeinander senkrecht stehende Achsen. Erklärung im Text. ($w = \omega$)

Abb. 7. Zeitlicher Verlauf der Progressivbeschleunigungen, die dem Labyrinth durch eine Relativbewegung bzw. die dadurch bedingte Coriolis-Kraft erteilt werden (Auswertung von Lichtspuraufnahmen).

Gestrichelte Kurve: Progressivbeschleunigung bei möglichst raschem Kopfeigen nach vorne.

Ausgezogene Kurve: Durch diese Bewegung ausgelöste Coriolis-Beschleunigung bei konstanter Rotation mit der höchsten verwendeten Winkelgeschwindigkeit ($180^\circ/\text{sec}$).

Ihre Wirkung ist in Abb. 6 schematisch dargestellt. Ein flüssigkeitsgefüllter Ring befindet sich in einem dreiaxigen Koordinatensystem zunächst in horizontaler Lage, wobei die Strecke OP seinen Durchmesser (r) und die Punkte O und P die Mittelpunkte des Kanalquerschnittes darstellen. Der Punkt O befindet sich unter allen Umständen in Ruhe, während der Punkt P um die vertikale Achse yy' mit der Winkelgeschwindigkeit ω_1 und gleichzeitig um eine horizontale Achse zz' mit der Winkelgeschwindigkeit ω_2 rotiert. Entscheidend für die weiteren Betrachtungen ist die Wahl des Bezugssystems. Es wird angenommen, daß das ganze Koordinatensystem samt dem Beobachter mit der Winkelgeschwindigkeit ω_1 um yy' rotiert, so daß die beiden horizontalen Achsen xx' und zz' ihre Lage gegenüber dem Beobachter nicht verändern. Die Drehbewegung des Punktes P um die Achse zz' bildet die Relativbewegung im Bezug-

system. In der beschriebenen Bahn liegt ein zunächst beliebig angenommener Punkt P' , der innerhalb der Zeit t von P aus erreicht wird. Die Geschwindigkeit, mit welcher sich P' der Achse yy' nähert (bzw. sich von ihr entfernt), stellt die zur Berechnung der Coriolis-Beschleunigung notwendige Relativgeschwindigkeit (v_{rel}) dar:

$$v_{rel} = r \cdot \omega_2 \cdot \sin \omega_2 t \quad (1)$$

Dementsprechend folgt auch die resultierende Coriolis-Beschleunigung (b_{cor}) einer Sinusfunktion:

$$b_{cor} = 2 \cdot r \cdot \omega_1 \cdot \omega_2 \sin \omega_2 t \quad (2)$$

Richtung und Größe der Coriolis-Beschleunigung ändern sich mit dem Winkel $\omega_2 t$. Von Null ansteigend erreicht die Beschleunigung bei $\pi/2$ (vertikale Stellung) ihr Maximum. Hierauf sinkt sie ab, nimmt bei π wieder den Wert Null an und wechselt nunmehr die Richtung. Über ein negatives Maximum wird bei 2π die Ausgangslage wieder erreicht. Ein voller Umlauf des Punktes P um die Achse zz' zerfällt somit in zwei Abschnitte entgegengesetzt gerichteter Coriolis-Beschleunigungen. Die auftretenden Trägheitskräfte wirken in allen Fällen parallel der Achse zz' u. zw. in der ersten Periodenhälfte (0° — 180°) in Richtung z' , in der zweiten Periodenhälfte (180° — 360°) in Richtung z .

Bei der Analyse der vorliegenden Versuchsergebnisse ist zunächst zu berücksichtigen, daß die Relativbewegung nur etwa 60° betrug. Wenn man das Koordinatensystem der Abb. 6 in den Kopf verlegt und dabei annimmt, daß die Achse $x' \rightarrow x$ in frontooccipitaler Richtung durch den Schädel verläuft, stellt OP' den Schnitt durch einen der vier vertikalen Bogengänge dar, die bekanntlich bei normaler Kopfhaltung um etwa 30° nach hinten geneigt sind. Wird der Bogengang um 60° nach vorwärts geneigt, so nimmt er nunmehr die Stellung OP'' ein. Die während dieser Bewegung auftretende Coriolis-Beschleunigung bewirkt eine Trägheitsströmung der Endolymphe in Richtung z' , d. h. also in der gleichen Richtung wie bei Kippung des Bogenganges um eine sagittale Achse nach rechts (punktierter Pfeil bei x'). Damit ist zunächst die Richtung der äquivalenten Winkelbeschleunigung ermittelt. Der Umstand, daß die Ebenen der vier vertikalen Bogengänge nicht zusammenfallen, ist für die vorliegenden Betrachtungen ohne Belang, da sowohl für die Coriolis-Beschleunigung als auch für die äquivalente Winkelbeschleunigung nur die Projektion jedes Bogenganges auf die Transversalebene in Betracht kommt. Ferner behalten alle Schlußfolgerungen ihre Gültigkeit, wenn die Rotationsachse des Bezugssystems nicht mit yy' zusammenfällt, sondern um eine beliebige endliche Strecke in Richtung x oder x' parallel verschoben wird (Verschiebung des Kopfes vor oder hinter die Drehachse).

Aus dem Flächenintegral der Coriolis-Beschleunigung von P' bis P'' ergibt sich die mittlere Ordinate:

$$b_{cor} = \frac{6 r \cdot \omega_1 \cdot \omega_2}{\pi} \approx 2 r \cdot \omega_1 \cdot \omega_2 \quad (3)$$

Die gesuchte einfache äquivalente Winkelbeschleunigung (β) um die Achse xx' würde bei mittlerer (vertikaler) Position des Bogenganges eine Bahnbeschleunigung $b_p = \beta \cdot r$ erzeugen. Durch Gleichsetzung von b_{cor} und b_p ergibt sich:

$$\beta \approx 2 \omega_1 \cdot \omega_2 \quad (4)$$

Die in den Ergebnissen erwähnten Grenzwerte von ω_1 für einen eben überschwelligen Coriolis-Nystagmus ergeben für eine Dauer der Kopfbewegung von 3 sec nach obiger Formel eine äquivalente Winkelbeschleunigung von etwa $15^\circ/\text{sec}^2$. Dieser Wert ist selbstverständlich nur als Näherungswert zu betrachten, da eine Reihe von Faktoren, so insbesondere die Inkonstanz von ω_2 vernachlässigt werden muß. Die horizontalen Bogengänge können jedenfalls unter

den vorliegenden Versuchsbedingungen keinen wesentlichen Anteil am vestibulären Coriolis-Effekt beanspruchen, da in ihrer Lage die Corioliskräfte ihr Minimum erreichen und überdies während der Relativbewegung die Richtung wechseln.

Die beobachteten Richtungen des Coriolis-Nystagmus bestätigen daher sowohl beim Menschen als auch beim Meerschweinchen die theoretische Erwartung. Das gleiche scheint auch für die Nystagmusschwelle zu gelten. Die aus der Schwelle des Coriolis-Nystagmus berechnete äquivalente Winkelbeschleunigung kann zwar nicht direkt mit analogen experimentellen Daten verglichen werden, da die Nystagmus-Schwelle für Rotationen um die sagittale Körperachse beim Menschen bisher noch nicht bestimmt wurde, sie stimmt aber größenordnungsmäßig mit den von *Hallpike* und *Hood*¹⁰ für Rotation um die vertikale Achse bestimmten Werten gut überein. Allerdings konnte durch die physikalische Analyse ebenso wie durch die angewandte experimentelle Technik nur die Hauptkomponente eines überaus komplizierten Geschehens erfaßt werden, aus dem letzten Endes die komplexe Scheinkippempfindung resultiert. Neben neurophysiologischen Faktoren, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, sind noch einige physikalische Größen von Einfluß. Dabei handelt es sich vor allem um die durch die Relativbewegung selbst ausgelösten Endolymphströmungen sowie um den bereits besprochenen abweichenden Verlauf der Relativbewegung bei hohen Werten von ω_1 .

Schließlich erhebt sich noch die Frage, ob die am Coriolis-Nystagmus nicht beteiligten, durch die translatorische Komponente der Relativbewegung bedingten Coriolis-Kräfte andere vestibuläre Effekte auslösen können. Theoretisch entspricht ihre Wirkung derjenigen von horizontalen Progressivbeschleunigungen, die nach der gleichen oder der entgegengesetzten Seite der Drehung gerichtet sind. Ihre Größe und Dauer konnte auf Grund von Lichtspuraufnahmen beim Menschen ermittelt und mit der Beschleunigung der auslösenden translatorischen Bewegungskomponente verglichen werden (Abb. 7). Eine empfindungsanalytische Differenzierung derartiger Sinnesreize wird einerseits durch die gleichzeitig auftretenden intensiven Scheinkippempfindungen und andererseits durch die unkontrollierbare Mitwirkung der Tiefensensibilität erschwert, so daß ihre Wirksamkeit hinsichtlich des Otolithenapparates nicht sichergestellt werden konnte.

Diskussion

Der in vorliegenden Untersuchungen erbrachte Nachweis eines durch Coriolis-Kräfte ausgelösten Nystagmus bedeutet eine Objektivierung des bisher nur mit Hilfe subjektiver Kriterien erfaßbaren vestibulären Coriolis-Effektes. Der Coriolis-Nystagmus ist beim Meerschweinchen (seitlich stehende Augen) in Bezug auf die Orbita annähernd vertikal gerichtet, während beim Menschen (frontal gestellte Augen) eine rotatorische Augenbewegung resultiert. Die Hauptkomponente des Coriolis-Nystagmus entspricht daher in beiden Fällen einem Nystagmus, wie er durch eine einfache Winkelbeschleunigung erzielt werden kann, deren Achse in fronto-occipitaler Richtung, d. h. annähernd parallel zur horizontalen Bogen-

gangsebene verläuft. Besonders hervorzuheben ist die Tatsache, daß sich beim Menschen die Richtung des Coriolis-Nystagmus weitgehend mit der Richtung der wahrgenommenen Scheinbewegung deckt (z. B. bei Drehung im Uhrzeigersinn und Vorwärtsneigen des Kopfes Scheinkippung des Körpers nach rechts). Eine ähnliche Übereinstimmung scheint auch hinsichtlich der Schwellenwerte zu bestehen, da die in vorliegender Untersuchung orientierend bestimmte Schwelle des Coriolis-Nystagmus in der gleichen Größenordnung lag wie die bei einem größeren Kollektiv normaler Vpn. bestimmten Schwellenwerte der Scheinempfindung (Schubert ¹). Dafür spricht ferner auch die Tatsache, daß eine hinsichtlich des Nystagmus eben unterschwellige Coriolis-Beschleunigung nach Angabe der Vpn. auch keine Scheinempfindung mehr verursachte. Es sei allerdings betont, daß dies keineswegs eine tatsächliche Identität der mit den beiden Kriterien bestimmten Schwellenwerte beweist. Es besteht nämlich die Möglichkeit, daß die subjektiven Werte durchwegs etwas zu hoch angenommen wurden, da insbesondere bei ungeübten Vpn. die durch die Relativbewegung selbst bedingte Bewegungsempfindung gleichzeitig auftretende Scheinempfindungen überdecken und ihre subjektive Feststellung erschweren kann. Entsprechend den allgemeinen Grundsätzen der Reizlehre zeigt sich auch beim vestibulären Coriolis-Effekt insofern eine gesetzmäßige Beziehung zwischen Reizgröße und Reizeffekt, als mit zunehmender Coriolis-Beschleunigung Frequenz und Dauer des Nystagmus ansteigen, während seine Latenz absinkt. Die Gesamtheit aller experimentellen Befunde sowie die physikalische Analyse des Effektes sprechen eindeutig für eine Lokalisation im Bogengangsystem. Insbesondere sei hier auf die Tatsache verwiesen, daß durch reine Translationsbewegungen kein Nystagmus ausgelöst werden konnte. Die durch derartige Translationsbewegungen bzw. durch die translatorische Komponente der Kippbewegung erzeugten Coriolis-Beschleunigungen entsprechen horizontal gerichteten Progressivbeschleunigungen bekannter Größe. Für ihre Wirksamkeit auf den Otolithenapparat ergab sich keinerlei Anhalt.

Neben Scheinempfindung und Nystagmus umfaßt der vestibuläre Coriolis-Effekt noch eine Reihe vegetativer Reaktionen. Es handelt sich dabei im wesentlichen um die gleichen Erscheinungen, wie sie bei wiederholter Einwirkung hoher Winkelbeschleunigungen auftreten und in einem Zustand schwerster Nausea gipfeln können (Blässe, Schweißausbruch, Übelkeit und Erbrechen). Die Ausprägung dieser vegetativen Reaktionen war äußerst unterschiedlich und stand offensichtlich in keinerlei Zusammenhang mit der Nystagmusschwelle. Bei einer Vp. bewirkte bereits ein einmaliges Vorwärtsbeugen des Kopfes während konstanter Rotation ($150^{\circ}/\text{sec}$) sofortiges Erbrechen sowie stundenlang anhaltende Übelkeit und Schwäche. Durch fortlaufende Registrierung des EKG während Einwirkung der Coriolis-Beschleunigung wurde eine teilweise Objektivierung der vegetativen Reaktionen versucht. Dabei fand sich stets eine 1—2 min anhaltende Frequenzzunahme, die bei 5 Vpn. zwischen 20 % und 55 % schwankte. Außer einer nur gelegentlich nachweisbaren und überdies keineswegs spezifischen Abflachung bzw. Umkehr der T-Zacke bot das

EKG keine Besonderheiten. Für eine allgemeine parasympathische Erregung, als deren Ausdruck das so überaus variable und komplexe vegetative Geschehen bei vestibulärer Reizung vielfach betrachtet wird, ergab sich somit kein Anhalt. Wenn auch eine befriedigende Analyse dieser Reaktionen in neurophysiologischer Hinsicht derzeit nicht möglich ist, so stellt doch andererseits die Heftigkeit und Nachhaltigkeit der ausgelösten Nausea zweifellos den subjektiv eindrucksvollsten Beweis für die vestibuläre Wirksamkeit der Coriolis-Kräfte dar.

Zusammenfassung

Die vestibuläre Reizwirkung von Coriolis-Beschleunigungen wird mittels Elektronystagmographie beim Meerschweinchen und beim Menschen erstmalig objektiv nachgewiesen. Die Auslösung des Coriolis-Nystagmus erfolgt durch Kippbewegungen des Körpers bzw. des Kopfes während Rotation mit konstanter Winkelgeschwindigkeit von 20 °/sec—200 °/sec. Translatorische Bewegungen erweisen sich als unwirksam. Schwelle, Richtung und Intensitätsabhängigkeit des Coriolis-Nystagmus werden untersucht, wobei sich weitgehende Übereinstimmung mit den entsprechenden Kriterien der subjektiven Scheindrehempfindungen ergibt. Hingegen besteht kein Zusammenhang zwischen der Nystagmuschwelle und dem Ausprägungsgrad bestimmter vegetativer Reaktionen (Nausea). Ein Vergleich der experimentellen Ergebnisse mit den theoretischen Erwartungen zeigt, daß das Verhalten des Coriolis-Nystagmus ausschließlich durch die mechanischen Eigenschaften des Bogengangsystems bestimmt wird.

Summary

The vestibular effects of Coriolis-accelerations have objectively been proved by means of the electro-nystagmogram in guinea pigs as well as in human subjects. Both direction and threshold of the Coriolis-nystagmus are in accordance with theoretical considerations based on the mechanical principles of the semicircular system.

Résumé

On peut démontrer les effets vestibulaires de l'accélération Coriolis chez le cobaye et chez l'homme par la méthode de l'électro-nystagmographie. Et la direction et le seuil du nystagmus Coriolis sont en accord avec les conclusions théoriques qui se basent sur les principes mécaniques du système semicirculaire.

Schrifttum

- 1 Schubert, G., Acta oto-laryng. **16** (1931): 39 — 2 ders., Pflügers Arch. **233** (1934): 537 — 3 ders., Physiologie des Menschen im Flugzeug, Berlin 1935, S. 127 ff. — 4 ders., Naturwiss. **40** (1953): 492 — 5 Meda, E., Arch. fisiol. **52** (1952): 116 — 6 Monnier, M. und H. J. Hufschmidt, Helvet. Physiol. acta **9** (1951): 348 — 7 Steinhausen, W., Pflügers Arch. **229** (1931): 439 — 8 van Egmond, A. A. J., J. J. Groen und L. B. W. Jongkees, J. Physiol. **110** (1949): 1 — 9 Groen, J. J., O. Lowenstein und A. J. H. Vendrik, J. Physiol. **117** (1952): 329 — 10 Hallpike, C. S. und J. D. Hood, Acta oto-laryng. **42** (1952): 511

*Aus dem Physiologischen Institut der Universität Marburg
(Direktor: Prof. Dr. Kurt Kramer)*

Die Gleichrichterwirkung des Muskels bei Reizung mit mittelfrequenter Wechselstrom (Bedeutung der Einschaltphase)*

Von Hans-Ulrich Rosemann

Mit 5 Abbildungen

Eingegangen am 4. März 1954

Das Auftreten einer Erregung am Muskel oder Nerven kann, wie *Dittler* nachgewiesen hat, mit Sicherheit verhindert werden, wenn man dem auslösenden überschwelligen Stromstoß in kurzem Abstand einen gleich großen, entgegengesetzt gerichteten nachfolgen läßt: die Reizwirkung wird „gelöscht“. Demnach dürfte ein Wechselstrom genügender Frequenz bei längerer Einwirkung keine Erregung auslösen, da die jeweils nachfolgende Halbwelle die Wirkung der vorangehenden aufheben müßte. Dieser Folgerung steht aber die Erfahrung entgegen, daß derselbe Wechselstrom, dessen erstes Halbwellenpaar den Löschungseffekt nach *Dittler* gibt, beim Einwirken einer gewissen Anzahl von Wellen zum Auftreten einer Erregung zu führen pflegt. Zur Klärung dieses Widerspruches war es nötig, den Vorgang der Erregungsauslösung näher zu analysieren. In der vorliegenden Untersuchung bin ich zunächst der Frage nachgegangen, von welchem Ort die Erregung unter den genannten Bedingungen ihren Ausgang nimmt. Um hierbei immer im Bereich eines positiven *Dittler*-Effektes zu bleiben, wurde das in der nachfolgenden Mitteilung beschriebene Reizgerät entwickelt, das aus einem gegebenen sinusförmigen Wechselstrom einzelne halbe oder ganze Wellen sowie eine bestimmte Anzahl ganzer Wellen auszuschneiden gestattet; die Reizströme beginnen und enden dabei streng mit dem Durchgang der Wechselspannung durch den Nullwert. Zugleich wurde durch Wahl eines geeigneten Präparates (*M. sartorius* vom Frosch) die Reizwirkung unipolar gestaltet, so daß sie sich einer bestimmten Polstelle einwandfrei zuordnen ließ.

Als Versuchstiere dienten mittelgroße Esculenten (40—60 g), deren volle Curaresierung in den Sommermonaten je 3—5 mg d-Tubocurarin-chlorid (Curarin-Asta) erforderte. Die Zuckungen des Muskels verzeichnete ein isotonischer He-

* Ausgeführt mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

bel auf langsam gehender Kymographiontrommel in siebenfacher Vergrößerung (effektive Muskelbelastung etwa 3 g). Durch Verwendung einer feuchten Kammer erübrigte sich trotz der langen Versuchsdauer ein Anfeuchten des Präparates, das die Konstanz der Reizbedingungen in unübersichtlicher Weise gestört haben würde. Die Temperatur betrug 18–20 °Cels. Die Reizströme wurden den natürlichen Muskelenden über Beckenknochen und Tibia mit Wollfäden von unpolarisierbaren Zn-ZnSO₄-Tonstiefel-Elektroden aus zugeleitet. Parallel zum Muskel lag ein Ausgleichswiderstand von 6 kOhm; in den Pausen zwischen den einzelnen Reizungen blieb der Reizstromkreis kurzgeschlossen. Jede Reizung wurde in 15 sec Abstand bei unveränderten äußeren Bedingungen dreimal durchgeführt; die Streuung der submaximalen Zuckungen hielt sich in verhältnismäßig engen Grenzen.

Die Ausführung der Versuche (vgl. die Beispiele in Abb. 1 a–c) gliederte sich planmäßig in drei Abschnitte:

Im 1. Versuchsabschnitt (1.–4. Reizungsgruppe) wurde die Reizwirkung der einzelnen Halbwelle in beiden Stromrichtungen festgestellt, zuerst die der ersten Halbwelle vor und nach ihrer Wendung, sodann die

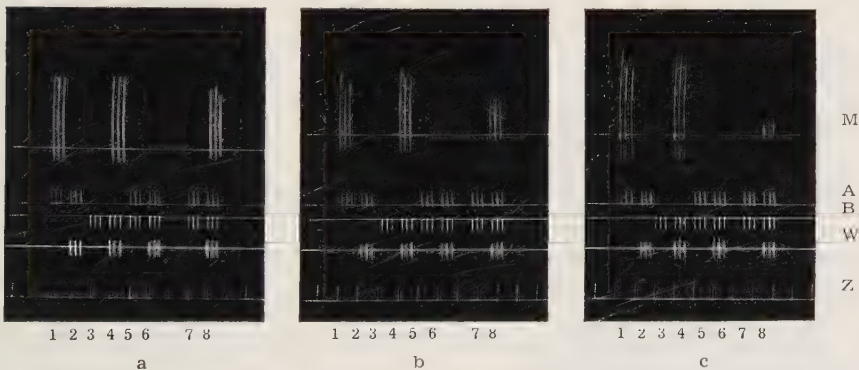


Abb. 1. Reizungsversuche am Einzel-Sartorius. M: isotonische Zuckungen des Muskels. A, B, W: Markierung der drei Registriermagnete (s. Text). Z: Zeitverzeichnung je 1 min. Reizfrequenz in a: 5 kHz, in b: 10 kHz, in c: 20 kHz. 1–4: Reizung mit einer Halbwelle, 5–6: Reizung mit einer Ganzwelle, 7–8: Reizung mit einer Serie von 25 ganzen Wellen in a, von 50 Wellen in b und von 60 Wellen in c.

der zweiten, ebenfalls in beiden Richtungen. Die Amplitude des Wechselstromes wurde derart gewählt, daß die Halbwelle jeweils nur erregend wirkte, wenn ihre Kathode am schmalen Knieende des Muskels lag. So mußten sich z. B. in der 1. und 4. Reizungsgruppe gleichhohe submaximale Zuckungen ergeben, ohne daß es in der 2. und 3. Reizungsgruppe zu einer sichtbaren Erregung kam.

Im 2. Versuchsabschnitt (5. und 6. Reizungsgruppe) wurde auf die „löschende Wirkung“ der zweiten Halbwelle geprüft, wenn diese die erste in der natürlichen Reizfolge zur Ganzwelle ergänzte. Die Löschung war bisher nur bei Anwendung von Induktionsreizen² und Kondensator-Entladungen¹ sowie von kurzen galvanischen Stromstößen entgegengesetzter

Richtung^{6, 9} nachgewiesen worden*; sie tritt aber erwartungsgemäß auch bei Reizung mit der vollen Einzelwelle eines sinusförmigen Stromes ein, wenn der maßgebende Teil der zweiten Halbwelle noch in die kritische Zeit fällt.

Der 3. Versuchsausschnitt (7. und 8. Reizungsgruppe) diente dem entscheidenden Nachweis, daß dieselbe Sinuswelle, mehrfach hintereinander gereiht, eine Erregungsauslösung bewirkt. Hierbei zeigte sich ausnahmslos der auf den ersten Blick überraschende Befund, daß die Reizwirkung eindeutig von der Richtung der ersten Halbwelle abhängt: Eine Erregung tritt nur auf, wenn die Anode der ersten Halbwelle mit dem Knieende des Muskels in Verbindung steht (8. Reizungsgruppe); dagegen verharret der Muskel bei umgekehrt gerichtetem Beginn der Reizserie in Ruhe, obgleich nun der Kathode der ersten Halbwelle dieselben günstigen Stromdichte-Bedingungen geboten werden wie vorher der Anode (7. Reizungsgruppe).

Um dies auch in den verzeichneten Kurven kenntlich zu machen, wurde mit den drei Markiermagneten A, B und W gearbeitet: Magnet A gab die Einwirkung der einzelnen ersten Halbwelle an, Magnet B entsprechend die der zweiten. Bei gemeinsamer Betätigung beider Magnete folgten sich die Halbwellen in der gegebenen Frequenz als ganze Welle, bzw. als Serie ganzer Wellen und zwar so, daß die Kathode der ersten Halbwelle am Knieende lag. Demgegenüber zeigte der Magnet W die Wendung der Stromrichtung im Muskel an. Die gleichzeitige Markierung aller drei Magnete bedeutet also den Beginn des Reizvorganges mit Lage der Anode am Knieende.

Ein Ergebnis gleicher Art wie am Einzelsartorius ist bei Verwendung des Doppelsartorius (Präparat nach *E. Hering*) zu erhalten, bei dem beide Muskeln an der Symphyse im Zusammenhang bleiben (Abb. 2)**. Wird dieses Präparat von der Tibia des einen Muskels zu der des anderen durchströmt, dann ergibt sich infolge der Stromdichte-Verteilung an den Muskelenden eine besonders anschauliche Möglichkeit für den Nachweis, an welcher Elektrode die Erregung einsetzt. Da bei Reizung mit einer einzelnen Halbwelle nur der untere Muskel in Abb. 2 ansprach, mußte die Kathode an seinem Knieende liegen (1. und 4. Reizungsgruppe). Diese Elektrode war aber bei der Einwirkung einer längeren Serie ganzer Wellen reizunwirksam (7. Reizungsgruppe); es geriet nur der andere Muskel in Erregung, dessen Knieende mit der Anode der ersten Halbwelle verbunden war. Entsprechend lagen die Dinge nach der Stromwendung: Es zuckte der obere Muskel beim Einwirken der Halbwelle in der 2. und 3. Reizungsgruppe und blieb beim Einwirken vieler Ganzwellen in der 8.

* Inzwischen wurde das Auftreten des Löschungseffektes auch an der motorischen Einzelfaser des Froschnerven bestätigt und zu reizphysiologischen Untersuchungen benutzt (*Matumoto*).

** Die beiden Muskeln sprachen hier auf den gleichen Reiz an ihrer Kniesehne nicht genau mit derselben Hubhöhe an, da die anatomische Ausbildung der Muskelenden offenbar geringe Unterschiede aufweisen kann. Aber auch präparativ bedingte Ursachen (leichte Schädigung des unteren Muskelendes trotz Verwendung einer binokularen Lupe oder unterschiedliche Verteilung der oberflächlichen Feuchtigkeit) können in solchen Fällen nie mit voller Sicherheit ausgeschlossen werden.

Reizungsgruppe in Ruhe, während jetzt wieder der andere Muskel erregt wurde.

Bei genügend starker Reizwirkung der Wellenserie kann die Stromdichte selbstverständlich auch am breiten Beckenende für die Auslösung einer Erregung ausreichend sein. Dies traf in der vorletzten Reizungsgruppe der Abb. 2 für den unteren Muskel bei der 3. Reizung mit einer längeren Wellenserie zu. Hier lag die Kathode der ersten Halbwelle an dem schmalen Knieende (vgl. die nebenstehende Skizze); die Erregung kann aber nach den übrigen Befunden und nach dem Verhalten des anderen Muskels auch in diesem Fall nicht von hier, sondern nur von der Anode, also dem breiten Beckenende des unteren Muskels ausgegangen sein. Offenbar war der Schwellenwert für die Erregung bei der wiederholten Reizung trotz der ungünstigen Stromdichte gerade überschritten worden. Ein entsprechendes Beispiel bei Reizung des Einzelmuskels zeigt die 7. Reizungsgruppe in Abb. 3. Um die Anode am Beckenende wieder unwirksam zu machen, genügte im Kontrollversuch eine geringfügige Abschwächung der Reizamplitude.

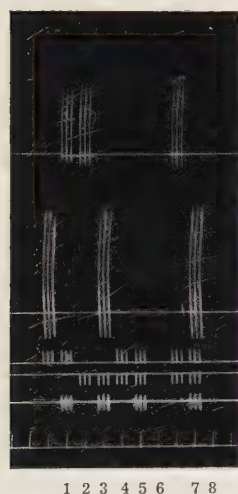


Abb. 2. Reizungsversuch am Doppelsartorius nach Hering. M_1 : rechter M. sartorius, M_2 : linker M. sartorius. Reizfrequenz 5 kHz. Bei 7 und 8: Reizung mit einer Serie von 25 ganzen Wellen. Übrige Beschriftung wie in Abb. 1.

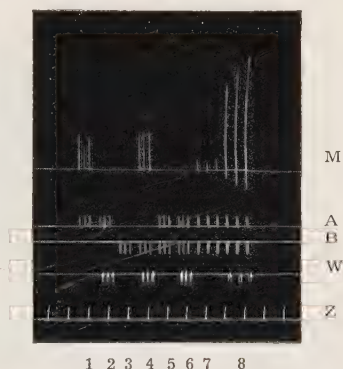
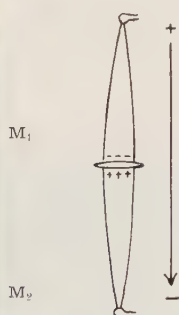


Abb. 3. Reizung längerer Dauer. Reizfrequenz 5 kHz. Bei 7 und 8: Reizung mit einer Serie von 15 000 Wellen (Dauer 3 sec).

Der letzte Versuch läßt außerdem erkennen, daß die Anode der ersten Halbwelle selbst bei langer Reizserie (3 sec) ihre Rolle bei der Erregungsauslösung unverändert beibehält; denn nur wenn sie am Knieende liegt, tritt die (jetzt viel stärkere) Erregung auf, vgl. die hohen Zuckungen mit der deutlichen Treppenbildung in der 8. Reizungsgruppe. Demnach wechselt der Reizort auch bei langer Reizserie nicht etwa im Takt des Wechselstromes von einer zur anderen Elektrode hin und her; er verbleibt vielmehr wie in den übrigen Versuchen im Bereich der ursprünglichen Anode.

Das eigentümliche Verhalten der Erregungsauslösung unter den der Untersuchung zugrunde gelegten Frequenzbedingungen erscheint ver-

ständig, wenn man von der schematischen Vorstellung der Vorgänge ausgeht, die nach *Dittler* die Löschungswirkung entgegengesetzt gerichteter Stromstöße verursachen. Die Berechtigung dieses Deutungsversuches wurde bereits von *Bock* unter ähnlichen Verhältnissen bei Reizung mit zwei Stromstoßpaaren experimentell nachgewiesen. Danach beginnt die elektrotonische Verstimmung an der *Kathode* des ersten Stromstoßes sich durch Ionen-Rückdiffusion sogleich spontan auszugleichen, und auf diesen Repolarisierungsvorgang setzt sich die Wirkung des umgekehrt gerichteten zweiten Stromstoßes auf, so daß in diesem Gebiet ein schwacher Anelektrotonus zustande kommt. Bei andauerndem Wechsel des Reizvorganges muß daher die kathodische Wirkung der ungradzahligen Stromstöße von Mal zu Mal geringer werden und die anodische der geradzahligen entsprechend zunehmen (vgl. Abb. 4) bis ein gleichstarkes Oszillieren um die Nulllinie erreicht ist. Im ganzen ergibt sich demnach ein Rückgang des primär gesetzten Katelektrotonus bei gleichzeitiger Ausbildung eines

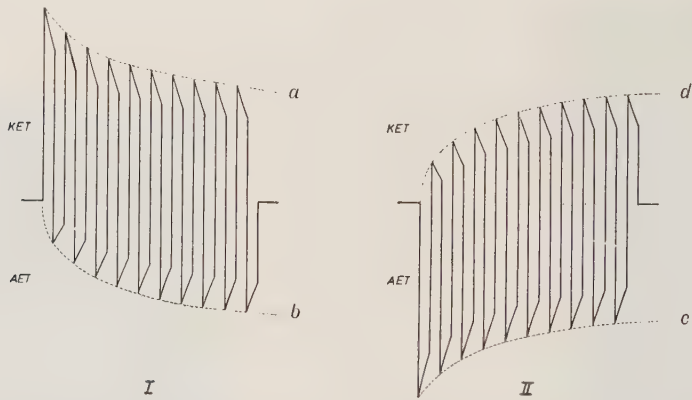


Abb. 4. Schematisierter Verlauf der Polarisationsänderung am Knieende des Muskels im Beginn einer mittelfrequenten Wechselstromreizung.

I. Kathode der ersten Halbwelle am Knie-

ende

a: Rückgang des anfänglichen KET

b: Sekundäre Entwicklung eines AET

II. Anode der ersten Halbwelle am Knie-

ende

c: Rückgang des anfänglichen AET

d: Sekundäre Entwicklung eines KET

sekundären Anelektrotonus. Da aber weder das Verschwinden eines KET noch das Entstehen eines AET reizwirksame Vorgänge sind, kann die Erregung unmöglich von der Kathode der ersten Halbwelle ausgehen. Umgekehrt verhält es sich an ihrer *Anode*: Hier kommt es aus den gleichen Gründen zur Abnahme des anfänglichen AET und zum Entstehen eines überschießenden KET, so daß die Bedingung für eine physiologische Reizung erfüllt ist, vorausgesetzt, daß der Vorgang mit ausreichender Steilheit und Stärke verläuft. Für das Zustandekommen dieser Befunde war es erforderlich, daß ein Strom mit streng symmetrischen Wechselphasen zur Verfügung stand: Die einzelne erste Halbwelle mußte dieselbe physiologische Wirkung besitzen wie die zweite nach Wendung ihrer Richtung (vgl. die 1. und 4. Reizungsgruppen).

Bei dieser Ableitung wurde von der vereinfachenden Annahme ausgegangen, daß die Rückdiffusion der deportierten Ionen an Kathode und Anode mit gleich großer Geschwindigkeit erfolgt. Dies trifft nach bereits vorliegenden experimentellen Erfahrungen^{3, 4} zwar offenbar nicht zu, konnte aber an dieser Stelle vernachlässigt werden, da das Grundergebnis der Untersuchung unberührt davon bleibt. Ob und in welchem Umfang sich quantitative Wirkungen daraus herleiten, soll noch untersucht werden.

Bei der Wechselstromreizung handelt es sich also ebenso wie bei der Reizung mit galvanischem Strom um eine elektrotonische Erregungsauslösung. Im Gegensatz zur galvanischen Reizung entspringt sie hier aber einem diskontinuierlichen Geschehen, das sich aus diskreten Einzelelementen umgekehrten Vorzeichens aufbaut. Infolge der zwischengeschalteten spontanen Ausgleichsvorgänge führt der rhythmische Wechsel der kathodischen und anodischen Stöße an der einzelnen Polstelle zu einem Aufschaukeln der einen Elektrotonusart, während die andere umgekehrt an Stärke verliert. Die beiden Polstellen verhalten sich dabei gegensinnig. Mit der Steilheit dieses Vorganges hängt es zusammen, daß für die Erregungsauslösung eine bestimmte Mindestzahl von Wellen (d. h. eine bestimmte Dauer des Wechselstromes) erforderlich ist, wie es in dem Begriff der *Gildemeisterschen* Nutzzeit der Reizfrequenz zum Ausdruck kommt.

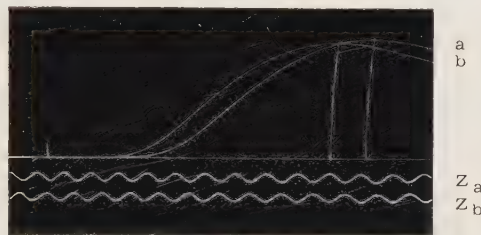


Abb. 5. Verlauf der Muskelzuckung.
a: Reizung mit einer Halbwelle. b: Reizung mit einer Serie von 100 ganzen Wellen*. Reizfrequenz 5 kHz. Stimmgabel 92,5 Hz. Temperatur 9,5° C.

Daß dem Vorgang der Erregungsauslösung durch Wechselstrom in der Tat ein zeitlich gedehnter Reizvorgang zugrunde liegt, mußte sich auch aus dem zeitlichen Eintritt und dem Verlauf der Muskelzuckung ergeben. Für diesen Nachweis wurde der Erfolg eines Momentanreizes (Reizung mit einer Halbwelle, Kathode am Knieende) und jener einer Serie ganzer Wellen (Anode der ersten Halbwelle am Knieende) auf einem Fallmyographion vergleichsweise verzeichnet (vgl. Abb. 5); die Bedingungen entsprachen also der Reizung in der ersten und letzten Gruppe der Abb. 1. Dabei war im Vorversuch die Anzahl ganzer Wellen, d. h. die Länge der Wellenserie, mit 100 Wellen so ermittelt worden, daß die erreichte Hub-

* In den beiden Kurven der Abb. 5 liegt die Markierung des Reizmomentes schon so früh, da die Bedienung des Reizgerätes die Zwischenschaltung eines elektromagnetischen Relais für die Umformung des Öffnungsreizes (vom Fallmyographion) in einen Schließungsreiz erforderlich machte.

höhe bei gleicher Reiz-Amplitude in beiden Fällen gleich groß war, um die mechanischen Verhältnisse bei der Muskelzuckung und ihrer Verzeichnung möglichst vergleichbar zu gestalten. Unter Einhalten dieser Voraussetzung hebt sich die Zuckungskurve beim Einwirken der Wellenserie um schätzungsweise 2 msec später von der Nulllinie ab als bei der Einzelreizung durch eine Halbwelle. Außerdem erwies sich die Gipfelzeit als etwa 8 msec länger. Dieser Befund spricht ganz offenbar zu Gunsten der Aufschaukungshypothese: Die Verlängerung der Latenz weist auf erhöhten Zeitbedarf bis zur Erreichung der Schwellenreizstärke hin, die Verlängerung der Gipfelzeit auf die Wirkungsart eines Zeitreizes. Und da außerdem die Wechselstromreizung 100 Wellen umfassen mußte (d. h. 20 msec andauerte), um der einzelnen Halbwelle bei gleicher Amplitude und einer Anstiegsdauer von 0,05 msec nach Maßgabe der Kontraktionshöhe wirkungsgleich zu werden, dürfte an dem verschiedenen Charakter des Reizvorganges in den beiden Fällen kein Zweifel bestehen.

Zusammenfassung

Die Reizung des Muskels (Einzel- und Doppelsartorius) mit mittelfrequenter Wechselstrom führt zur Erregung, auch wenn das einzelne Halbwellenpaar den vollen Löschungseffekt nach *Dittler* ergibt. An Hand älterer Erfahrungen kann dieser paradoxe Befund auf eine Gleichrichterwirkung zurückgeführt werden: Die Erregungsauslösung findet ausschließlich an der Anode der ersten Halbwelle statt, an der der primär erzeugte AET abklingt und sich sekundär ein KET aufschaukelt. Am Verlauf der Muskelzuckung läßt sich eine deutliche Verzögerung der Erregungsauslösung gegenüber der momentanen Einzelreizung nachweisen, die ebenfalls auf eine zeitlich protrahierte Reizbildung hinweist.

Summary

A stimulation of the muscle (single and double sartorius muscle of the frog) with an alternating current of medium frequency, results in an excitation, even if the individual pair of half cycles produces the full extinction effect according to *Dittler*. In this instance, the excitation is elicited exclusively at the anode of the first half cycle in which the primarily produced anelectrotonus dies out and in which develops a secondary amplified catelectrotonus. Due to the protracted stimulation, the course of the twitches is equally distinctly retarded.

Résumé

Une stimulation des muscles (muscle couturier simple et double de la grenouille) à courant alternatif à fréquence moyenne amène l'excitation, même si la paire individuelle de demi-ondes amène le plein effet d'extinction d'après *Dittler*. Le déclenchement de l'excitation se fait uniquement dans l'anode de la première demi-onde, à laquelle se perd l'électrotonus à l'anode primaire produit et se développe un électrotonus à la cathode, secondaire. A cause de la stimulation retardée, le cours des contractions est distinctement ralenti.

Schrifttum

- 1 Bock, H., Pflügers Arch. **249** (1948): 361 — 2 Dittler, R., Zschr. Biol. **83** (1925): 29 — 3 Dittler, R. u. H. Kloos, Pflügers Arch. **249** (1948): 593 — 4 Dittler, R. u. G. Reuss, Zschr. Biol. **104** (1951): 45 — 5 Gildemeister, M., Pflügers Arch. **247** (1944): 366 — 6 Heimsoth, F. A., Zschr. Biol. **96** (1935): 459 — 7 Matumoto, M., Jap. J. Med. Sciences, Part III, **8** (1942): 93 — 8 Matumoto, M., Gunma J. Med. Sciences **1** (1952): 117 — 9 Rosemann, H. U., Ber. ges. Physiol. **154** (1952/53): 273

*Aus dem Physiologischen Institut der Universität Marburg
(Direktor: Prof. Dr. Kurt Kramer)*

Das Sinuswellen-Teilgerät

Ein Apparat zur Reizung mit einzelnen oder mehreren sinusförmigen Stromimpulsen*

Von Hans-Ulrich Rosemann und René Müller

Mit 2 Abbildungen

Eingegangen am 4. März 1954

Für die Durchführung der soeben mitgeteilten Versuche wurde ein Gerät benötigt, das aus einer Folge von Sinusschwingungen eine bestimmte Anzahl halber oder ganzer Wellen ausschneidet. Die einzelnen Sinusimpulse sollten dabei genau im Nulldurchgang beginnen und enden. Diese Aufgabe konnte nur eine elektronische Schaltung erfüllen. Hierfür war einerseits ein scharf definierter Schaltvorgang erforderlich, der durch einen kurzen steilen Impuls in jedem zweiten Nulldurchgang gesteuert wird, und andererseits ein elektronischer Schalter, der innerhalb einer Mikrosekunde einen Verstärker ein- oder ausschaltet.

Einen Überblick über die gesamte Anordnung gibt das Blockschaltbild (Abb. 1), bei dem das Sinuswellen-Teilgerät in seine einzelnen Stufen aufgliedert ist. Die von einem RC-Generator (Philips GM 2315) kommende Wechselspannung (20—20 000 Hz) mit einer Amplitude von etwa 10 Volt eff. wird am Eingang des Sinuswellen-Teilgerätes zwei verschiedenen Kanälen zugeführt. Der erste Kanal besteht aus Schaltstufe und Endstufe, der zweite aus einem Schmitt-Trigger mit Differenzierglied, Diskriminator- und Relaisstufe. An die Relaisstufe ist außerdem ein Univibrator angekoppelt.

Wirkungsweise der Schaltung

Die Sinusspannung liegt am Gitter der im Ruhezustand des Gerätes so gesperrten Röhre I der Schaltstufe, daß am Ausgang kein Signal auftreten kann. Außerdem liegt sie noch über eine Trennröhre (zur Vermeidung von Rückwirkungen) an dem Schmitt-Trigger, der eine gleichfrequente Rechteck-Spannung erzeugt. Aus ihr lassen sich durch Differentiation (in einem RC-Glied von entsprechender Zeitkonstante) kurze steile Impulse erzeugen, die der Diskriminatorstufe zugeführt werden. Letztere liefert nur positive Impulse, und zwar kann man ihr, je nach der

* Ausgeführt mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Schalterstellung, entweder die ursprünglich positiven unter Beschneidung der negativen entnehmen, oder man erhält die ursprünglich negativen Impulse durch Phasenumkehr als positive, wobei die ursprünglich positiven unterdrückt werden.

Das Kernstück der Anlage bildet die Relaisstufe. Sie besteht aus einer Flip-Flop-Schaltung mit zwei Röhren (I und II). Zu jeder dieser Röhren liegt eine weitere parallel (I' und II'), deren Anoden mit denen der Flip-Flop-Röhren verbunden sind (Hilfsröhren). Da die Flip-Flop-Schaltung eine Anordnung mit zwei stabilen Zuständen darstellt, ist entweder Röhre I gesperrt und Röhre II leitend oder umgekehrt. Die Steuerung der Stufe (Umkappen) erfolgt durch negative Impulse an den Anoden. An die Gitter der beiden Hilfsröhren ist ein Univibrator angekoppelt; außerdem werden ihnen von der Diskriminatorstufe die positiven Impulse zu-

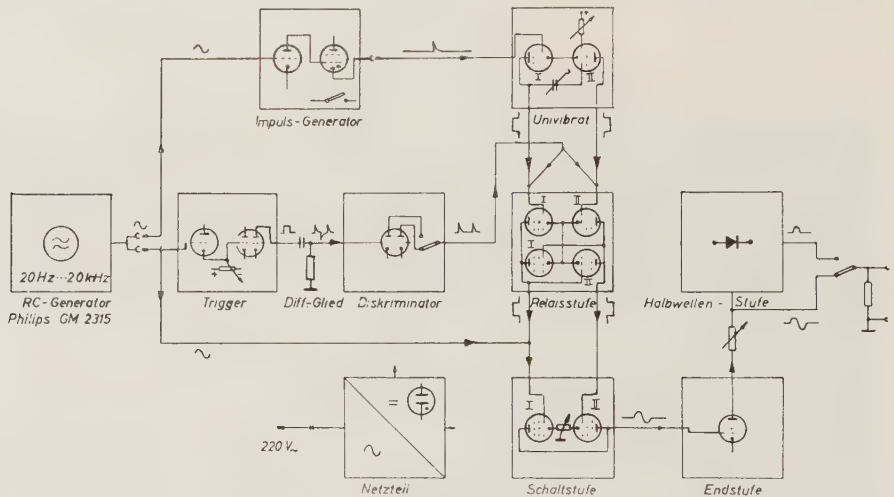


Abb. 1

geführt. Die beiden Anoden der Relaisstufe sind ihrerseits mit den beiden Gittern der Schaltstufe gekoppelt. Die Koppelung zwischen Univibrator und Relaisstufe sowie zwischen Relaisstufe und Schaltstufe erfolgt gleichstrommäßig.

Wird nun dem Univibrator ein kurzer positiver Impuls zugeführt, so entsteht an dessen Anode eine positive bzw. negative Rechteck-Spannung von vorher einstellbarer Dauer. Dadurch wird die Spannung am Gitter der Hilfsröhre II' von -40 auf -10 Volt erhöht, während umgekehrt die Spannung am Gitter der Hilfsröhre I' von -10 auf -40 Volt erniedrigt wird. Da bei -10 Volt die Hilfsröhren noch gesperrt sind, bewirkt der Schaltvorgang des Univibrators an ihren Anoden keine Spannungsänderung. Da aber an den Gittern der Hilfsröhren außerdem die vom Diskriminator gelieferten positiven Impulse von etwa 10 Volt liegen, entstehen an der Anode der Hilfsröhre I' negative Impulse, von denen der erste nach dem Univibrator-Schaltvorgang die Flip-Flop-Anordnung umklappen läßt,

so daß die Röhre I stromlos, die Röhre II stromführend wird. Dadurch wird das Gitter der Röhre I der Schaltstufe, welche bisher gesperrt war, auf seinen normalen Arbeitspunkt gebracht, so daß die Sinusspannung über diese an die Endstufe gelangen kann. Die in der Schaltstufe vorher stromführende Röhre II wird gleichzeitig gesperrt.

Sobald der Schaltvorgang des Univibrators abgelaufen ist, springt die Gitterspannung der Hilfsröhre II' der Relaisstufe von -40 auf -10 Volt, während umgekehrt die Gitterspannung der Hilfsröhre I' wieder von -10 auf -40 Volt fällt. Der erste nun folgende Impuls der Diskriminatorstufe erzeugt an der Anode der Hilfsröhre II' einen negativen Impuls, der die Flip-Flop-Stufe in ihren ursprünglichen Zustand umklappt; dadurch

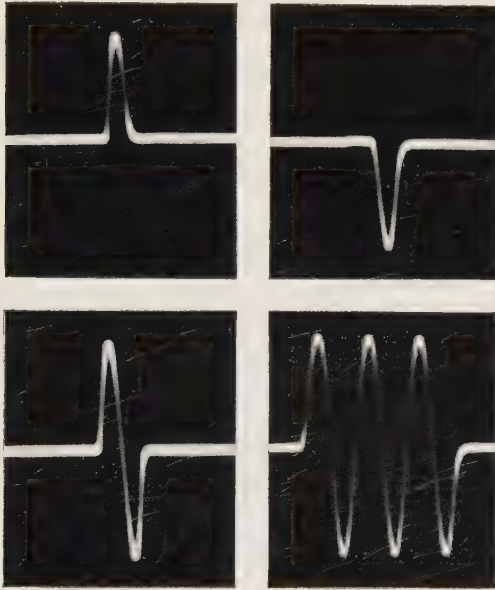


Abb. 2

wird Röhre I der Schaltstufe gesperrt und Röhre II wieder stromführend. Da die vom Diskriminator gelieferten Impulse phasengleich mit dem Nulldurchgang der Sinusspannung sind, erfolgt das Öffnen bzw. Schließen der Schaltstufe ebenfalls im Nulldurchgang der Sinusspannung, so daß das gewünschte Stück aus der kontinuierlichen Wechselspannung des Tongenerators ausgeschnitten wird. Je nach eingestellter Schaltdauer des Univibrators bzw. Frequenz des RC-Generators wird also die entsprechende Anzahl Ganzwellen zur Reizung freigegeben.

An sich benötigte man in der Schaltstufe nur Röhre I; dabei würde jedoch der Tastimpuls an dieser Röhre neben der Sinusspannung im Anodenkreis auftreten. Um dieses zu verhindern, ist die umgekehrt getastete Röhre II eingefügt, welche die Tastimpulse kompensiert. Zur genauen Einstellung der Kompensation ist ein Regler vorhanden.

Je nachdem mit welchen Impulsen der Diskriminator die Relaisstufe steuert, setzt der Schaltvorgang mit beginnender positiver oder negativer Halbwelle ein. Der Einsatzzpunkt kann am Schmitt-Trigger genau eingeregelt werden ($\pm 45^\circ$ Phasenverschiebung möglich). Das von der Schaltstufe der Endstufe zugeführte Signal wird von deren Anode über einen Kondensator einem Potentiometer (Amplitudenregler) zugeführt. Der Ausgangswiderstand des Gerätes beträgt maximal rund 1 kOhm, wobei eine Spannung von etwa 60 Volt_{SS} zur Verfügung steht. Werden nur positive oder negative Halbwellen gewünscht, dann kann zwischen Amplitudenregler und Ausgang eine Gleichrichterröhre (Halbwellenstufe) eingeschaltet werden. Beispiele für die Leistung des Gerätes bringt Abb. 2 (Frequenz 5 kHz).

Alle positiven und negativen Betriebsspannungen (bis auf die Anodenspannung der Endröhre) sind stabilisiert.

Zur Kontrolle der Sinuswellenimpulse auf einem Oszillographen kann der Univibrator durch einen vom RC-Generator synchronisierten Impulsgeber kontinuierlich angestoßen werden. Eine Taste am Impulsgeber ermöglicht die synchronisierte Einzelauslösung des Univibrators; dadurch wird erreicht, daß bei Einzelauslösung dieselben Sinuswellenimpulse (Anzahl der Wellen) erhalten bleiben wie bei dauerndem Anstoß.

Das Gerät wurde von der Fa. Müller & Engelter, Marburg-L., Wilhelmstraße 25, konstruiert und geliefert. Es erfüllt die gestellten Forderungen und hat sich bei der Durchführung der oben mitgeteilten Untersuchung durch das zuverlässige Arbeiten und die bequeme Art seiner Bedienung sehr bewährt; Mängel traten bei fast einjährigem Betrieb nicht auf.

Zusammenfassung

Das Gerät schneidet aus einem sinusförmigen Wechselstrom von gegebener Frequenz (RC-Generator, 20—20 000 Hz) einzelne halbe oder ganze Wellen oder eine bestimmte Anzahl von ihnen aus. Sie beginnen und enden genau im Nulldurchgang der Wechselspannung. Maximale Amplitude: 60 Volt, Ausgangswiderstand 1 000 Ohm.

Summary

The device described in this paper permits to cut individual half or full cycles or a desired number of same, out of a sine-wave alternating electric current of given frequency (RC-Generator 20—20,000 hertzian units). These waves are commencing and ending exactly in the point where the voltage of the alternating current is equal to zero. Maximum amplitude 60 Volts; output resistance 1000 Ohm.

Résumé

L'appareil découpe, dans un courant alternatif sinusoïdal d'une fréquence posée (Générateur RC, 20—20.000 Hz) des demi-ondes ou ondes, uniques, ou un certain nombre d'entre elles. Elles commencent et finissent précisément au passage zéro de la tension alternative. Amplitude maximale: 60 Volt, résistance de sortie: 1.000 Ohm.

*Aus dem Physiologischen Institut der Universität Mainz
(Direktor: Prof. Dr. Dr. H. Schriever)*

Untersuchungen über die Salzsäurebildung und Resorption im Rattenmagen

Von Walter Kreienberg, Arnold Fischer und Dieter Mertz

Mit 3 Abbildungen

Eingegangen am 5. März 1954

In früheren Untersuchungen ^{1, 2, 3, 4} ergab sich, daß bei einer Permeabilitätszunahme der Magenschleimhaut durch Temperatureinflüsse sowie durch Gabe chemischer Stoffe eine vermehrte Salzsäurebildung eintrat. Diese Ergebnisse können als eine Stütze der von *Davenport* und *Fisher* ⁵ zuerst vorgeschlagenen und dann von *Teorell* ⁶, *Conway* und *Brady* ⁷, *Öbrink* ⁸ und *Rehm* ⁹ experimentell belegten und weiter entwickelten „Diffusionstheorie“ der Salzsäurebildung angesehen werden. Danach erfolgt die Salzsäurebildung im Magen in der Weise, daß von den Belegzellen Alkalichloride abgeschieden werden, deren Cl-Ionen in den Magen wandern, während die Alkali-Ionen mittels Diffusion durch die Schleimhaut gegen H-Ionen, die Stoffwechselvorgängen in der Mucosa entstammen, ausgetauscht werden. Die Durchlässigkeit der Magenschleimhaut als dialytischer Membran ist also von großer Bedeutung für die Salzsäurebildung.

Hinsichtlich der Permeabilität der Magenschleimhaut erschien uns die Klärung zweier Fragen noch besonders wichtig, die sich mit unserer früheren Versuchsanordnung des „offenen Magens“ nicht herbeiführen ließ. Erstens ist noch ungeklärt, ob entgegen der Ansicht von *Edkins* ¹⁰, *Strehler* und *Schüpbach* ¹¹ eine vermehrte Salzsäurebildung auch direkt vom Magen ausgelöst werden kann, indem die Temperatur und der pH-Wert des Mageninhaltes die Salzsäurebildung beeinflussen. Zweitens fehlen sichere Angaben darüber, ob Stoffe, die die Permeabilität der Magenschleimhaut steigern, auch die Resorption erhöhen. Wir haben deshalb am abgebundenen Rattenmagen den Einfluß der Temperatur und des pH-Wertes eingefüllter Lösungen auf die Salzsäurebildung und die Wirkung chemischer Stoffe auf die Resorption von Glucose und Methionin, die bekanntlich im Magen aufgenommen werden, geprüft. Hierbei verwandten wir Stoffe wie Coffein, Äthylalkohol, Novocain und Targesin, die eine Permeabilitätszunahme auslösen.

Versuchsverfahren

Die Versuche wurden an 421 Ratten mit einem Gewicht zwischen 130 und 160 g, die über längere Zeit unter konstanten Bedingungen gehalten worden waren, durchgeführt. In Urethannarkose (subcutane Injektion von 1,0—1,5 cm³ einer 10 %igen Lösung/100 g Körpergewicht Ratte) eröffneten wir durch einen kleinen Schnitt die Bauchhöhle so weit, daß sich der Magen leicht herauschieben ließ. Vom Duodenum her wurde in den Magen eine Kanüle eingeführt und durch eine Schlinge im Pylorusring fixiert. Der Oesophagus wurde an der Cardia abgebunden. Nach sorgfältiger Spülung mit körperwarmer physiologischer Kochsalzlösung reponierten wir den Magen in die Bauchhöhle und verschlossen die Wunde mit Klemmen. In einer ersten Versuchsreihe füllten wir in den Magen 2 cm³ Aqua dest. von 20° bzw. 45° C ein und verfolgten mit einem Thermoelement fortlaufend die Änderung der Temperatur. In einer zweiten Versuchsreihe gaben wir Lösungen, deren pH-Werte zwischen 7 und 0,8 lagen, in den Magen und prüften durch halbstündliche Probeentnahmen die Verschiebungen im pH-Wert. In einer dritten Versuchsreihe wurden jeweils 2 cm³ einer genau eingestellten Glucose- bzw. Methioninlösung in den Magen gegeben und in gewissen Abständen deren Veränderungen hinsichtlich Menge und Konzentration bestimmt. Nachdem wir auf diese Weise festgestellt hatten, wieviel Glucose und Methionin bei den einzelnen Tieren unter normalen Bedingungen resorbiert wird, füllten wir für 15—30 min. die Versuchslösungen in den Magen ein und bestimmten abermals die Resorptionswerte. Die Lösungen enthielten im einzelnen: 0,035 % Coffein bzw. 5 % Äthylalkohol bzw. 0,2 % Novocain bzw. 0,25 % Targesin bzw. 0,2 % Novocain und 0,25 % Targesin zusammen. Teilweise gaben wir auch die Pharmaka gleichzeitig mit Glucose bzw. Methionin in den Magen.

Von Glucose kamen 0,5, 5,4 und 20 %ige Lösungen zur Verwendung; das Methionin war 0,2 molar. Zum Absaugen der Lösungen benutzten wir eine genau kalibrierte Pipette, die eine Mengenbestimmung auf $\frac{1}{50}$ cm³ erlaubte.

Als Thermoelement diente eine Eisen-Konstantan-Kombination, die mit Plexiglas und Plexikum gegen das Hochkriechen von Feuchtigkeit geschützt war. Die Thermostrome wurden mit einem Spiegelgalvanometer in der üblichen Meßanordnung abgelesen.

Die Messung des pH-Wertes erfolgte in höheren Bereichen mit einer Antimonelektrode, in niederen Bereichen mit einer Chinhydronelektrode jeweils in Verbindung mit einer Kalomel-Bezugselektrode im Universal-pH-Meter GM-4491 von Philips.

Glucose bestimmten wir teils nach Hagedorn-Jensen, teils nach Crece-lius-Seifert, Methionin durch Formoltitration mit dem Universal-pH-Meter GM-4491 von Philips.

Ergebnisse

1. Temperaturversuche

Die Wiederabkühlung des Magens nach Einfüllung von warmem Wasser sowie die Wiedererwärmung nach Einfüllen kalten Wassers verlief bei der narkotisierten Ratte in der gleichen Weise, wie wir dies schon früher am

Menschen gefunden hatten¹: Die Wiedereinregulierung auf die Ausgangstemperatur erfolgte zuerst sehr schnell, so daß nach 5 min die Magentemperatur von ihrer Ausgangslage nur noch ca. 1°C entfernt war, dann aber sehr langsam und war erst nach 25—30 min vollkommen (vgl. Abb. 1). Die Erwärmung nach Abkühlung dauerte stets etwas länger als die Abkühlung nach Erwärmung. Dies war auch dann der Fall, wenn die Temperaturen des eingefüllten Wassers von der normalen Magentemperatur gleichweit ablagen. In dem Verlauf der Temperaturkurven spiegeln sich Gefäßreaktionen am Magen wider, worauf wir schon früher hingewiesen haben. So wird die Abkühlung nach Erwärmung nicht nur durch einen Wärmeabfluß vom Magen auf die umliegenden Organe, sondern auch durch eine sofort einsetzende Dilatation der Magengefäße mit einer entsprechenden Verbesserung der Wärmeabfuhr durch das Blut als Wärmetransporteur

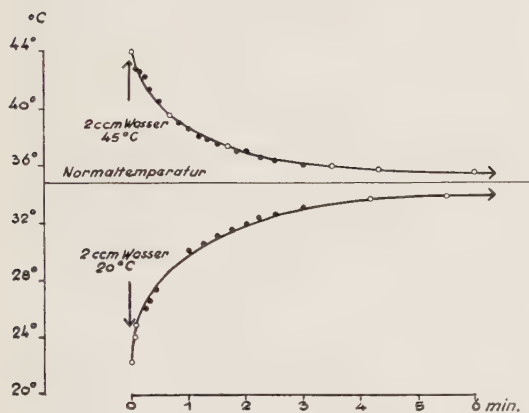


Abb. 1. Temperaturregulierung im Rattenmagen nach Abkühlung und Erwärmung.



Abb. 2. Salzsäurebildung im Rattenmagen nach Abkühlung und Erwärmung.

und als Wärmeleiter bewerkstelligt. Die Erwärmung nach Abkühlung, die einmal durch Wärmeübertragung von der Umgebung auf den Magen erfolgt, zum andern durch das Blut in der gleichen Eigenschaft, wie oben dargelegt, ist dadurch verzögert, daß einer für die Erwärmung erforderlichen Vasodilatation unmittelbar nach dem Kältereiz eine Vasokonstriktion der Magengefäße vorausgeht.

Sowohl die Erwärmung wie die Abkühlung des Magens haben also letzten Endes den gleichen Effekt im Sinne einer Mehrdurchblutung mit direkt und indirekt verbessertem Wärmeaustausch. Dadurch wird es verständlich, daß die Salzsäurebildung nach der Einfüllung von kaltem und warmem Wasser in gleicher Weise beschleunigt wird (vgl. Abb. 2). Wir möchten annehmen, daß dafür nur eine Permeabilitätssteigerung der Magenschleimhaut infolge Durchblutungszunahme verantwortlich gemacht werden kann. Eine Stoffwechselsteigerung der Magen­zellen (Davenport

und Fisher¹², Davies, Longmuir und Crane¹³, Kurtz und Clark¹⁴) mit einer vermehrten Bildung von H-Ionen könnte man sich ebenso nur nach Wärmereizen vorstellen wie eine Verbesserung des Wirkungseffekts von Carboanhydrase (Patterson und Stetten jr.¹⁵, Davenport¹⁶), so daß man für die Beschleunigung der Salzsäurebildung nach Kaltreizen keine Erklärung hätte. Im einzelnen fanden wir in kaltem und warmem Wasser nach 25—30 min einen Abfall der pH-Werte von 7 auf 2,5—3, während in gleichwarmem Wasser der pH-Wert zu diesem Zeitpunkt noch über 4 war. Der weitere Verlauf der Salzsäurebildung war nun von Temperatureinflüssen unabhängig, da die Wiedereinregulierung nach Abkühlung und Erwärmung — wie oben beschrieben — nach 30 min stets beendet war. Mit dem Abklingen der thermisch bedingten vasomotorischen Effekte und der Wiederverkehr normaler Permeabilitätsverhältnisse erfolgte nun die Salzsäurebildung um so schneller, je weiter der pH-Wert des Mageninhaltes von dem möglicherweise erreichbaren Endwert entfernt war. Dies zeigt deutlich an, daß der pH-Wert des Mageninhaltes für den Verlauf der Salzsäurebildung eine wesentliche Rolle spielt, auf die im Folgenden näher eingegangen werden soll.

2. Versuche mit Lösungen verschiedenen pH-Wertes

Füllten wir in den Magen nacheinander Lösungen verschiedenen pH-Wertes (zwischen 7 und unter 1,4) ein, so kam es stets zu einer Salzsäurebildung, die solange anhielt, bis ein Wert um 1,5 erreicht wurde. Die Ände-

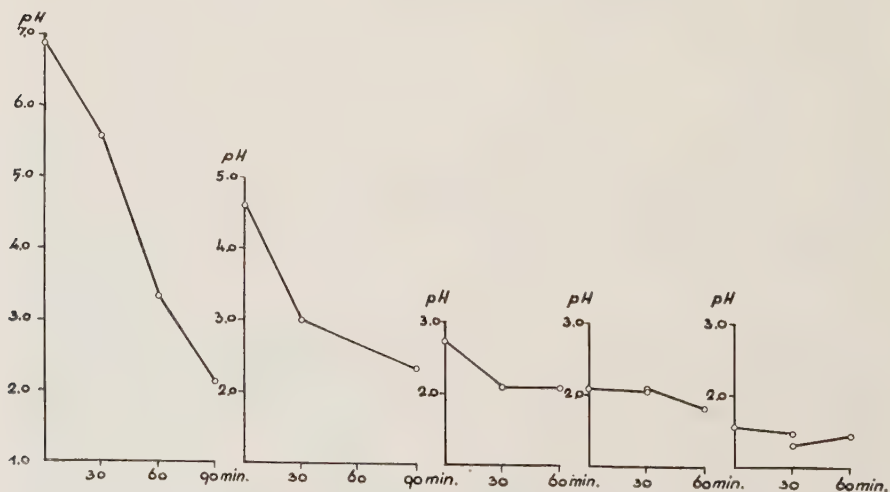


Abb. 3. Änderung des pH-Wertes im Rattenmagen bei Verwendung verschieden saurer Ausgangslösungen.

rung des pH-Wertes verlief um so schneller, je höher der pH-Wert der Ausgangslösung war (vgl. Abb. 3). Lösungen vom pH-Wert über 1,5 zeigten stets eine fallende, während Lösungen unter 1,4 eine steigende Tendenz aufwiesen. Demnach scheint der Endwert der pH-Werte im Rattenmagen zwischen 1,4 und 1,5 zu liegen. Aus den Ergebnissen läßt sich weiterhin

entnehmen, daß die Salzsäurebildung im Magen, einem Endwert zustrebend, mit sehr wechselnder Geschwindigkeit abläuft. Meist erreichen Lösungen mit hohem pH-Wert von 7 und darüber den Endwert schneller, als Lösungen, deren pH-Wert in der Nähe von 1,5 liegt. Jedenfalls verläuft die Salzsäurebildung derart, daß Lösungen aller pH-Werte schließlich das pH-Minimum von 1,5 erreichen. Sofern es die Schaffung des pH-Optimums aller im Magen vorkommenden Fermente angeht, erscheint es günstiger, von Lösungen auszugehen, deren pH-Werte um den Neutralpunkt oder im alkalischen Bereich liegen. Nach diesen Ergebnissen scheint die Salzsäurebildung bei Verwendung von Lösungen verschiedener pH-Werte zum großen Teil auf Diffusionsvorgängen zu beruhen. Allerdings darf man auch dabei die Bedeutung der Permeabilität der Magenschleimhaut nicht übersehen.

3. Resorptionsversuche

Die Ergebnisse der Resorptionsversuche sind in den Tabellen 1 bis 4 zusammengestellt. Diese enthalten die Mittelwerte — bezogen auf 100 g Körpergewicht Ratte — von je 20 Tieren für jede einzelne Versuchsreihe.

a. Glucoseresorption

Glucose wird in iso- und hypotonischer Lösung vor allem im Darm resorbiert (*Bárány* und *Sperber*¹⁷), während sie in diesen Konzentrationen im Magen nur in kleinen Mengen aufgenommen wird. Für hypertonsche Glucoselösungen dagegen ist der Magen eine wichtige Resorptionsstelle (*Simon*¹⁸, *Shay*, *Gershon-Cohen*, *Fels* und *Munro*¹⁹). Der Resorptionsmechanismus ist in seinen Einzelheiten noch nicht völlig klar. Wir wissen lediglich, daß sowohl physikalische wie auch chemische Prozesse (*Verzár*²⁰, *Lundsgaard*²¹, *Verzár* und *Mc Dougall*²²) eine Rolle spielen. Unsere Untersuchungen sind im Hinblick auf die Frage nach der Permeabilität für die Resorption unternommen worden. Wir übersehen jedoch nicht, ob die von uns verwandten Stoffe neben ihrer Wirkung auf die Permeabilität auch die chemischen Vorgänge bei der Resorption beeinflussen.

Im allgemeinen wurde um so mehr Zucker resorbiert, je höher die Konzentration der eingefüllten Lösung war. Im Bereich von 0,5 bis 20 % war diese Beziehung recht gleichmäßig und gut reproduzierbar. So wurde bei unseren Tieren aus einer 20 %igen Lösung 70 bis 80 mg, aus einer 5,4 %igen Lösung 20—30 mg und aus einer 0,5 %igen Lösung 2 bis 2,5 mg Glucose in der ersten Stunde resorbiert. Die Zuckerresorption verlief durchwegs so, daß anfänglich am meisten, später immer weniger und schließlich nichts mehr aufgenommen wurde. Bei Verwendung von hypotonischen Lösungen wurde ein solcher Resorptionsstillstand (*Warren*, *Karr*, *Hoffman* und *Abbott*²³) normalerweise meist nach 80 min erreicht (vgl. Tab. 1). Targesin beschleunigte zwar die anfängliche Zuckeraufnahme deutlich, doch hörte sie bereits nach 40 min auf, so daß hierbei insgesamt nicht mehr Glucose resorbiert wurde als normalerweise. Demnach wird man die Wirkung von Targesin auf die Glucoseresorption im Magen am besten in einer Steige-

Tabelle 1

Resorption von hypotonischen Glucoselösungen

Bedingung	Füllung			Entnahme			Resorption	
	Zeit (min)	Menge (ccm)	Konz. (mg ^o %)	Zeit (min)	Menge (ccm)	Konz. (mg ^o %)	Wasser (ccm)	Glucose (mg)
normal	0	2,00	500	20	2,00	425	0,00	1,501
	20	1,90	425	40	1,83	414	0,07	0,500
	40	1,73	414	60	1,58	428	0,15	0,368
	60	1,48	428	80	1,40	438	0,08	0,205
	80	1,30	438	100	1,45	392	— 0,15	0,000
							0,15	2,592
0,25 % Targesin	0	2,00	500	20	1,84	441	0,16	1,890
	20	1,74	441	40	1,71	431	0,03	0,297
	40	1,61	431	60	1,64	432	— 0,03	0,000
	60	1,54	432	80	1,49	438	0,05	0,000
	80	1,39	438	100	1,29	472	0,10	0,000
							0,31	2,187
0,2 % Novocain	0	2,00	500	20	1,85	448	0,15	1,700
	20	1,75	448	40	1,58	453	0,17	0,682
	40	1,48	453	60	1,58	387	— 0,10	0,585
	60	1,48	387	80	1,37	411	0,11	0,104
	80	1,27	411	100	1,09	462	0,18	0,175
	100	0,99	462	130	0,89	474	0,10	0,375
	130	0,79	474	180	0,87	387	— 0,08	0,366
							0,53	3,969
0,035 % Coffein	0	2,00	500	30	1,97	428	0,03	1,570
	30	1,87	428	60	1,56	469	0,31	0,682
	60	1,46	469	90	1,56	438	— 0,10	0,018
	90	1,46	438	120	1,44	426	0,02	0,273
	120	1,34	426	150	1,07	466	0,27	0,732
							0,53	3,275
5 % Äthyl- alkohol	0	2,00	500	30	1,91	401	0,09	2,340
	30	1,81	401	60	1,58	432	0,23	0,443
	60	1,48	432	90	1,38	402	0,10	0,820
	90	1,28	402	120	1,18	432	0,10	0,154
	120	1,08	432	150	1,10	384	— 0,02	0,364
	150	1,00	384	180	1,00	369	0,00	0,148
							0,50	4,269
0,25 % Targesin + 0,2 % Novocain	0	2,00	500	30	1,42	565	0,58	1,980
	30	1,32	565	60	1,35	550	— 0,03	0,028
	60	1,25	550	90	1,03	578	0,22	0,920
	90	0,93	578	120	0,88	557	0,05	0,480
	120	0,78	557	150	0,50	794	0,28	0,370
	150	0,40	794	180	0,19	1221	0,21	0,850
							1,31	4,628

rung der Resorptionsgeschwindigkeit und in einer Verkürzung der Resorptionsdauer sehen. Novocain und Coffein dagegen verlängerten die Resorptionsdauer, ohne die Resorptionsgeschwindigkeit wesentlich zu verändern, und führten so zu einer insgesamt vermehrten Glucoseresorption. Äthylalkohol steigerte einmal die Resorptionsgeschwindigkeit und verlängerte

auch die Resorptionsdauer, wodurch doppelt soviel Glucose resorbiert wurde wie normalerweise. Den gleichen Effekt, meist noch etwas stärker, erzielte man bei kombinierter Gabe von Targesin-Novocain, da — wie bereits ausgeführt — Targesin die Resorptionsgeschwindigkeit steigerte,

Tabelle 2

Resorption von isotonischen Glucoselösungen

Bedingung	Füllung			Entnahme			Resorption		
	Zeit (min)	Menge (ccm)	Konz. (g%)	Zeit (min)	Menge (ccm)	Konz. (g%)	Wasser (ccm)	Glucose (mg)	Glucose (mg)
normal	0	2,00	5,40	60	1,86	4,43	0,14	25,6	
	60	2,00	5,40	120	2,09	4,02	— 0,09	24,0	
							0,05		49,6
0,25 % Targesin	0	2,00	5,40	60	2,11	3,68	— 0,11	30,4	
	60	2,00	5,40	120	1,79	4,75	0,21	23,1	
							0,10		53,5
0,2 % Novocain	0	2,00	5,40	60	1,94	3,87	0,06	33,0	
	60	2,00	5,40	120	1,91	4,51	0,09	21,8	
							0,15		54,8

Tabelle 3

Resorption von hypotonischen Glucoselösungen

Bedingung	Füllung			Entnahme			Resorption		
	Zeit (min)	Menge (ccm)	Konz. (g%)	Zeit (min)	Menge (ccm)	Konz. (g%)	Wasser (ccm)	Glucose (mg)	Glucose (mg)
normal	0	2,00	20,00	60	1,85	17,25	0,15	76,0	
	60	2,00	20,00	120	2,26	15,43	— 0,26	41,6	
							— 0,11		117,6
0,25 % Targesin	0	2,00	20,00	60	1,99	14,50	0,01	111,5	
	60	2,00	20,00	120	1,96	17,96	0,04	48,0	
							0,05		159,5
0,2 % Novocain	0	2,00	20,00	60	2,31	12,38	— 0,31	114,0	
	60	2,00	20,00	120	2,02	16,40	— 0,02	69,0	
							— 0,33		183,0
0,25 % Targesin + 0,2 % Novocain	0	2,00	20,00	60	1,85	14,53	0,15	131,5	
	60	2,00	20,00	120	1,70	16,72	0,30	116,0	
							0,45		247,5

während Novocain eine Verlängerung der Resorptionsdauer bewirkte. Aus isotonischen Lösungen war die Glucoseresorption im Magen wesentlich höher als aus hypotonischen (vgl. Tab. 2). Meist wurden 20 bis 30 mg Glucose in der Stunde resorbiert. Bei nur geringer Abnahme der Zucker-

resorption in der zweiten Stunde kam es dann immer sehr schnell zu einem Resorptionsstillstand. Weder die Resorptionsdauer noch die Resorptionsgeschwindigkeit ließen sich durch die von uns gewählten Pharmaka deutlich beeinflussen. Lediglich nach Targesin und Novocain schien oft die Zuckeraufnahme etwas höher zu sein, doch waren die Änderungen im Durchschnitt so gering, daß sie keine Auswertung zuließen. Bei der Verwendung hypertonischer Lösungen dagegen bewirkten Targesin, Novocain und insbesondere die Kombination dieser beiden eine erhebliche Resorptionssteigerung. So wurden nach Gabe von Targesin 80 mg, von Novocain 90 mg und von beiden zusammen 120 mg Glucose in der Stunde resorbiert gegenüber 60 mg unter normalen Bedingungen (vgl. Tab. 3). Auch hier schien Targesin wieder mehr im Sinne einer Steigerung der Resorptionsgeschwindigkeit und Novocain im Sinne einer Verlängerung der Resorptionsdauer zu wirken. Auffallenderweise kam es bei hypertonschen Lösungen ebenso wie bei iso- und hypotonischen Lösungen meist zu einem Resorptionsstop oder wenigstens zu einer so starken Abnahme der Resorption, daß die danach gefundenen Werte mit den vorherigen nicht vergleichbar waren. Dieser Resorptionsstillstand trat bei hypotonischen Lösungen durchwegs eher ein als bei iso- und hypertonschen. Eine Prüfung des Blutzuckerspiegels — die erforderliche Blutmenge wurde durch Herzpunktion gewonnen — ergab im Zeitpunkt des Resorptionsstops stets Blutzuckerwerte um 300 bis 340 mg %, während sie bei noch im Gang befindlicher Resorption kaum über 200 mg % lagen. Daraus läßt sich entnehmen, daß die Zuckerresorption u. a. vom jeweiligen Blutzuckerspiegel abhängig ist (*Liotta* ²⁴, *Liotta und Bellini* ²⁵). In mehreren Versuchen schien es, als ob die Resorption kleiner Zuckermengen stärkere Blutzuckersteigerungen auslösen könne als die Resorption großer Glucosemengen. Die Annahme, daß nur nach Aufnahme größerer Zuckermengen eine entsprechende endokrine Gegenregulation einsetzt, während kleine Zuckermengen sich sozusagen „einschleichen“, wird den Ergebnissen nicht ganz gerecht, denn die Anstiege des Blutzuckerspiegels bei der Resorption kleiner Zuckermengen aus hypotonischen Lösungen waren stets wesentlich höher, als man sie nach den resorbierten Glucosemengen hätte erwarten können.

Die Angaben für die Wasserresorption in den Tabellen sind nur aus rechnerischen Gründen erfolgt. Sie bieten keinen Hinweis auf das Ausmaß der Wasserresorption, da sie Bilanzwerte des Mageninhalts über die gesamte Versuchszeit darstellen und keine Auskunft geben über den Flüssigkeitsaustausch im einzelnen.

b. Methioninresorption

Gegenüber der Resorption von Glucose, die von Tier zu Tier unter gleichen Bedingungen nur wenig schwankte, war die Methioninresorption individuell erheblich verschieden. Jedoch waren die Änderungen der Resorption von Methionin unter verschiedenen Bedingungen bei allen Tieren jeweils die gleichen und auch im prozentualen Ausmaß auffallend gleichmäßig. Normalerweise fanden wir meist eine Resorption von Methionin

um 10 bis 20 mg in der Stunde. Nach Gabe von Targesin erhöhte sich die Methioninresorption stets um 5 bis 10 %. Noch etwas stärker war die Resorption, wenn mit Targesin zusammen Novocain gegeben wurde (vgl. Tab. 4). Sehr viel weniger Methionin dagegen wurde entnommen, wenn wir Novocain allein oder Coffein verwendeten. Nach Verabfolgung von Äthylalkohol fand überhaupt keine Methioninresorption aus dem Magen statt.

Tabelle 4

Resorption von 0,2mol Methioninlösung

Bedingung	Füllung			Entnahme			Resorption	
	Zeit (min)	Menge (ccm)	Konz. (g/o)	Zeit (min)	Menge (ccm)	Konz. (g/o)	Wasser (ccm)	Methionin (mg)
normal	0	2,00	2,98	60	1,86	2,344	0,14	16,0
0,25 % Targesin	0	2,00	2,98	60	1,85	2,292	0,15	17,2
0,2 % Novocain	0	2,00	2,98	60	1,80	2,911	0,20	7,2
0,035 % Coffein	0	2,00	2,98	60	1,87	2,861	0,13	6,1
5 % Äthyl- alkohol	0	2,00	2,98	60	2,09	2,851	— 0,09	0,0
0,25 % Targesin + 0,2 % Novocain	0	2,00	2,98	60	1,65	2,521	0,35	18,0

Zusammenfassung

An Ratten in Urethannarkose wurde im abgebundenen Magen der Einfluß von Temperatur und pH-Wert auf die Salzsäurebildung sowie die Wirkung verschiedener Pharmaka auf die Resorption von Glucose und Methionin geprüft. Dabei ergab sich folgendes:

1. Sowohl Abkühlung wie Erwärmung der Magenschleimhaut beschleunigt die Salzsäurebildung.
2. Die höchste H-Ionen-Konzentration entspricht einem pH-Wert von 1,4 bis 1,5. Dieser wird, unabhängig vom pH-Wert der eingefüllten Lösung, durchweg nach 2 Stunden erreicht.
3. Die Glucoseresorption steigt mit der Konzentration der eingefüllten Zuckerlösung und ist von der Höhe des Blutzuckerspiegels abhängig.
4. Targesin verstärkt die Resorptionsgeschwindigkeit, Novocain und Coffein verlängern die Resorptionsdauer. Äthylalkohol sowie Targesin-Novocain bewirken eine verstärkte und länger anhaltende Glucoseresorption.
5. Die Resorption von Methionin wird durch Targesin sowie Targesin-Novocain stets gefördert, durch Äthylalkohol, Novocain und Coffein dagegen gehemmt. Auch ist sie individuell unterschiedlich.

Summary

The highest concentration of H ions corresponds to a pH value of 1.4 to 1.5. Cooling as well as heating of the mucous membrane of the stomach accelerate the formation of hydrochloric acid. Substances that are increasing the permea-

bility, such as novocain, coffeine, ethyl alcohol and Targesin are favorably influencing the resorption of glucose while their influence on the resorption of methionine varies.

Résumé

La plus forte concentration de ions H correspond à une valeur pH de 1.4 à 1.5. Le refroidissement comme l'échauffement de la muqueuse stomachale accélèrent la formation de l'acide hydrochlorique. Les substances qui font accroître la perméabilité, comme la Novocaïne, la cofféine, l'alcool éthylique et le Targesin avancement la résorption de la glucose, tout en influençant de façon diverse la résorption de la méthionine.

Schrifttum

- 1 Kreienberg, W. und W. Thomas, Zschr. Biol. **104** (1951): 143 — 2 Dix, H. und W. Kreienberg, Zschr. Biol. **104** (1951): 159 — 3 Dix, H. und W. Kreienberg, Dtsch. med. Wschr. (1952): 815 — 4 Czok, G. und W. Kreienberg, Dtsch. med. Wschr., im Druck — 5 Davenport, H. W. und R. B. Fisher, Amer. J. Physiol. **76** (1926): 158 — 6 Teorell, T., Skand. Arch. Physiol. **66** (1933): 225 — 7 Conway, E. J. und T. Brady, Nature, **159** (1947): 137 — 8 Öbrink, K. J., Acta Physiologica Scand. **15** (1948): Suppl. 51 — 9 Rehm, W. S., Amer. J. Physiol. **159** (1949): 586 — 10 Edkins, J. S., J. Physiol. (brit.) **34** (1906): 133 — 11 Strehler, E. und H. Schüpbach, Helv. med. Acta, Ser. A **20** (1953): 20 — 12 Davenport, H. W. und R. B. Fisher, Amer. J. Physiol. **131** (1940): 165 — 13 Davies, R. E., N. H. Longmuir und E. E. Crane, Nature **159** (1949): 469 — 14 Kurtz, L. D. und B. B. Clark, Gastroenterology **9** (1947): 394 — 15 Patterson, W. B. und D. W. Stetten jr., Science (N. Y.), **109** (1949): 256 — 16 Davenport, H. W., J. Physiol. **97** (1939): 32 — 17 Bárány, E. und E. Sperber, Skand. Arch. Physiol. **81** (1939): 290 — 18 Simon, J., Athena (Roma) **11** (1942): 59 — 19 Shay, H., J. Gershon-Cohen, S. S. Fels und F. L. Munro, Amer. J. digest. Dis. **6** (1939): 535 — 20 Verzář, F., Erg. Physiol. **32** (1931): 301 — 21 Lundsgaard, B. Z. **264**, 209 (1933): 221 — 22 Verzář, F. und E. J. Mc Dougall, Absorption from the intestine, London, 1936 — 23 Warren, R., W. G. Karr, O. D. Hoffman und W. O. Abbott, Amer. J. med. Sci. **200** (1940): 639 — 24 Liotta, A., Pathologica (Genova) **32** (1940): 333 — 25 Liotta, A. und L. Bellini, Fisiol. e Med. **10** (1939): 385

*Aus dem Physiologischen Institut der Johannes-Gutenberg-
Universität Mainz (Direktor: Prof. Dr. Dr. H. Schriever)*

Katheterismus der rechten Nierenvene beim Hund*

Von Walter Kreienberg

Mit 3 Abbildungen

Eingegangen am 5. März 1954

Die Tatsache, daß die Niere beim Menschen und vielen Versuchstieren nur eine Vene besitzt, ermöglicht aus der arteriovenösen Konzentrationsdifferenz ($a-v$) verschiedener Stoffe viele Vorgänge in der Niere quantitativ zu erfassen. So läßt sich aus der arteriovenösen Differenz einer Substanz und ihrer im Urin ausgeschiedenen Menge nach dem Fickschen Prinzip die Plasmadurchströmung der Niere (RPF) auf chemischem Weg bestimmen ($RPF = \text{Substanzmenge im Urin } Q/a-v$). Die Schwierigkeit besteht hier in der Gewinnung von Nierenvenenblut am intakten Tier.

Ein vereinfachtes Verfahren zur Bestimmung der Nierenvenenblutung, bei dem man ohne Nierenvenenblut auskommt, stellt u. a. die Clearance (C) der p-Aminohippursäure (PAH) dar. Hierbei wird vorausgesetzt, daß bei niedrig gehaltenem PAH-Blutspiegel der Ausscheidungsfaktor (Extraktion E) bekannt ist und sich nicht ändert. Unter dieser Voraussetzung vereinfacht sich nämlich die Formel für die Nierenplasmadurchströmung C/E , die identisch ist mit der Fickschen Formel ($C = Q/a$; $E = a/a-v$; $C/E = Q/a-v$), auf $f \times C$. Der Faktor f enthält den von Warren u. Ma.¹; Bradley u. Ma.² und Reubi u. Ma.³ ermittelten reziproken Extraktionswert (1,06 — 1,1 beim Menschen). Die Vereinfachung besteht also darin, daß nur die arterielle PAH-Konzentration und die im Urin ausgeschiedene PAH-Menge bestimmt werden müssen.

Der Anwendung dieser Methode sind aber Grenzen gesetzt, da der Ausscheidungsfaktor einmal einen abweichenden Wert haben, zum anderen sich während des Experimentes ändern kann (z. B. Eröffnung der Bauchhöhle, Reizung des N. ischiadicus⁴, Narkose⁵). Für exakte Untersuchungen ist deshalb die Gewinnung von Nierenvenenblut doch unerlässlich. Eine Punktion der Nierenvene bei eröffneter Bauchhöhle scheidet wegen des Extraktionsabfalles aus. Der gleiche Einwand besteht auch gegen alle physikalischen Durchblutungsmessungen an den Nierengefäßen. Aus

* Herrn Prof. Dr. Richard Wagner zum 60. Geburtstag gewidmet.

diesen Gründen ging man dazu über, von peripheren Venen aus Katheter bis in eine Nierenvene vorzuschieben, um Nierenvenenblut zu erhalten. Der Weg hierzu war durch die bei Herzkatheterismus erwiesene Harmlosigkeit und Verträglichkeit eines solchen Eingriffes beim Menschen (Forssmann⁶) geebnet. Es ist also begreiflich, daß der Nierenvenenkatheterismus beim Menschen zur Messung der Extraktion von Clearance-substanzen usw. durchgeführt wurde, bevor man im Tierversuch diese Technik anwandte. Die in der Literatur angegebenen Extraktionen beim Hund wurden an transplantierten Nieren, deren Venen leicht zu punktieren sind, bestimmt (White⁷; Corcoran u. Ma.⁸; Phillips u. Ma.⁹). Ein Vergleich der Extraktionen mit denen an einer in situ befindlichen Niere steht für viele Stoffe noch aus.

Beim Hund wird der Nierenvenenkatheterismus von der rechten V. jugularis superficialis aus vorgenommen. Bei geeigneter Lagerung des Tieres ist der Weg des Katheters durch die Vv. jugularis und cava sup., den rechten Vorhof in die untere Hohlvene ziemlich gerade. Mit einem Katheter kommt man ohne Schwierigkeiten bis in den rechten Vorhof. Durch leichte Biegung des Rumpfes nach links läßt sich der Katheter dann in die untere Hohlvene vorschieben. Ein Abweichen des Katheters in die rechte Kammer erkennt man leicht an den fortgeleiteten Pulsationen am Katheterende. Sobald der Katheter in der V. cava inf. liegt, ist zur Durchführung der weiteren Manipulationen eine Röntgenschirmbildkontrolle erforderlich.

Schon 1944 beschrieben Warren u. Ma.^{1 u. 10}, daß beim Menschen der in die V. cava eingeführte Katheter leicht in die Lebervene abweichen kann. Die gleiche Gefahr besteht auch beim Hund. Ist der Katheter in die Lebervene abgewichen, so läßt er sich nicht soweit wie in der V. cava vorschieben; außerdem wird er im Schirmbild durch den dichten Leberschatten verdeckt. Liegt der Katheter aber in der unteren Hohlvene, so ist er auf dem Schirm gut zu sehen. Man bringt nun unter Röntgenkontrolle die Spitze des Katheters in die Gegend der Mündung der Nierenvenen. Diese liegt etwa 1—3 Querfinger unterhalb des Sternums.

Der Einmündungswinkel der linken Nierenvene ist spitz (40° — 60°), der der rechten kann bis zu 90° betragen. Auf Grund dieser anatomischen Verhältnisse läßt sich der Katheter leichter in die linke Nierenvene einführen. In der Mündung der rechten kann man lediglich die gebogene Spitze eines Katheters einlegen. Dem Vorteil des günstigeren Einmündungswinkel der linken Nierenvene steht der Nachteil gegenüber, daß in diese Vene die V. spermatica bzw. ovarica, manchmal auch noch andere Venen einmünden, deren Blut sich dem Nierenvenenblut beimengt. Zur Gewinnung von reinem Nierenvenenblut muß man den Katheter bis oberhalb dieser Einmündungsstellen also bis in den Nierenhilus vorschieben. Dies läßt sich aber nur schwer erreichen, da sich der Katheter entlang der unteren Wand der Nierenvene vorschiebt und fast immer in die dort einmündende V. spermatica bzw. ovarica abweicht. Wenn es einmal gelungen ist, den Katheter an dieser Stelle vorbei bis zum Hilus vorzuschieben, besteht Gefahr; daß er sich bei den oft sehr lebhaften Bewegungen der

Hundenieren während der Atmung wieder etwas zurückschiebt und dann wieder Mischblut liefert. Auch jede andere Bewegung des Tieres birgt diese Gefahr in sich. Aus diesem Grunde ist man heute bemüht, Blut aus der rechten Nierenvene zu gewinnen. Diese, zwar frei von Zuflüssen, kann aber mit den bisher bekannten Methoden nicht katheterisiert werden. Verschiedene Forscher verwenden einen Katheter mit abgewinkelter Spitze, die sie in die Mündung der rechten Nierenvene legen. Sie saugen dann das Blut nicht an — dabei würde zwangsläufig auch Blut aus der unteren Hohlvene mit aspiriert werden —, sondern lassen den (höheren) Druck in der Nierenvene das Blut durch den Katheter treiben. Da dieses Verfahren keineswegs eine ideale Lösung darstellt, haben wir es unternommen, eine Technik zu entwickeln, die ein Einführen des Katheters in die rechte Nierenvene ermöglicht.

Wir verwenden in unseren Versuchen Hunde von 15 — 25 kg Körpergewicht. Die Tiere bekommen 36 Std. vor Versuchsbeginn nur Trinkwasser, aber keine Nahrung mehr, damit nicht eine massive Darmfülle die Röntgenkontrolle stört. Zur Narkose geben wir eine einmalige i. v. Injektion von Inactin (20 — 25 mg/kg), das keine Excitation verursacht, und anschließend Veronalnatrium (100 mg/kg) i. v., von dem man bei langdauernden Versuchen bei Bedarf nachgibt. Diese Narkosemittel haben nach unseren Erfahrungen gegenüber vielen anderen den Vorteil, daß sie in dieser Dosierung den Blutdruck und die Nierenfunktion nicht beeinflussen. Die Tiere werden in Rückenlage fixiert, wobei der Rumpf leicht nach rechts verkantet wird, damit die untere Hohlvene bei der p. a. Durchleuchtung aus dem Schatten der Wirbelsäule nach rechts herausfällt. Zur Durchleuchtung benutzen wir eine Röntgenkugel, die unter dem Operationstisch verschieblich angebracht ist und einen kleinen Schirm (9×12cm) den wir über das Tier halten. Vor dem Gebrauch legen wir den Ureterenkatheter etwa 15 — 30 min in warmes Wasser von ca. 50° C. Dadurch wird er biegsamer. Wir ziehen Ureterenkatheter (7—9 Charrière) den längeren und zu wenig elastischen Herzkathetern vor. Für jeden Katheter benutzen wir 2 Drähte von mindestens 0,6 mm Durchmesser aus rostfreiem Stahl, die bis in die Spitze des Katheters reichen und am Spritzenansatz des Katheters rechtwinklich abgebogen sind. Der eine Draht ist gerade gerichtet und dient dazu, dem weichen Katheter Halt zu geben und eine Schlingenbildung im Herz oder in den großen Venen zu verhindern. Die Spitze des zweiten Drahtes ist gebogen, um der Katheterspitze eine bestimmte Richtung zu geben. Die gebogene Spitze und das abgewinkelte Ende des Drahtes zeigen in die gleiche Richtung. Dreht man das abgewinkelte Ende des Drahtes, so folgen Draht- und Katheterspitze der Drehung. Dadurch gelingt es, vom Katheterende aus die Katheterspitze in jede gewünschte Richtung zu bringen. Mit der nach allen Seiten drehbaren Katheterspitze kann man einmal den Katheter in jedes einmündende Gefäß einschieben, zum anderen aber auch sein Hineingleiten verhindern. Der Draht muß so torsionsfest sein, daß bei einer Drehung am abgewinkelten Ende die Drehung der Spitze gleich groß ist. Mit dem gebogenen Draht läßt sich aber außerdem noch eine zusätzliche Bewegung

der Katheterspitze vom Katheterende aus durchführen. Zieht man den im Katheter liegenden, gebogenen Draht langsam zurück, so schlägt beim Rückwärtswandern des sich dem Katheter mitteilenden Bogens der Drahtspitze die drahtfreiwerdende Katheterspitze mehr und mehr ein (s. Abb. 1). Diese Möglichkeit, vom Katheterende aus dessen Spitze stärker einzu-

biegen, ist für das Einschieben des Katheters in die rechte Nierenvene von entscheidender Bedeutung.



Abb. 1. Schematische Darstellung der Bewegung einer Katheterspitze durch einen gebogenen Draht.

Im einzelnen gehen wir beim Katheterisieren der rechten Nierenvene folgendermaßen vor: Der Katheter wird mit Heparinlösung durchgespült — das Tier ist vorher ausreichend heparinisiert worden — und nach Einschieben des geraden Drahtes in die V. jugularis superfic. eingeführt. Meist gelingt es ohne Schwierigkeiten, den Katheter durch den rechten Vorhof in die V. cava inf. vorzuschieben. Bleibt der Katheter aber in dem rechten Vorhof hängen, oder dringt er in die rechte Kammer ein, so wird er etwas zurückgeschoben und der gerade Draht durch den gebogenen ersetzt. Mit diesem gelingt es dann leicht, den Katheter durch den Vorhof in die V. cava inf. und an der Lebervene vorbei zu dirigieren. Jetzt wird unter Röntgenkontrolle die nach rechts zeigende Katheterspitze in die Höhe der Nierenvenenmündung gebracht. Durch langsames Auf- und Abgleiten der Katheterspitze in diesem Bereich sucht man die Einmündung der rechten Nierenvene. Diese macht sich durch einen Widerstand beim Vorschieben des Katheters bemerkbar. Man kann diesen Widerstand besser mit einem Ureterenkatheter als mit einem Venen- oder Herzkatheter fühlen. Liegt die Katheterspitze in der Mündung, so wird der Draht etwas zurückgezogen und dann der Katheter über den Draht hinweg vorgeschoben. Hierbei senkt sich, wie oben beschrieben, die Katheterspitze mehr in die Nierenvene hinein und das drahtfeine, weiche Katheterende dringt,

von der Nierenvenenwand geführt, zum Hilus vor. Dieses Eindringen des Katheters in die Nierenvene zum Nierenhilus hin, läßt sich auf dem Schirm gut verfolgen. Liegt der Katheter weit genug in der Nierenvene, so zieht man vorsichtig den Draht vollends aus dem Katheter heraus. Die richtige Lage des Katheters zeigt sich an dessen mit der Atmung synchronen Bewegungen. Eine weitere Kontrolle ist durch den Farbvergleich des aus dem Katheter aspirierten Blutes mit anderem Venenblut gegeben. Die hellere Farbe des Nierenvenen-Blutes läßt sich mit bloßem Auge erkennen. Den sichersten Beweis für die richtige Lage des Katheters liefert — von gewissen pathologischen Fällen abgesehen — die PAH- oder Phenolrotextraktion.

Die Entwicklung der Technik zum Katheterisieren der rechten Nierenvene beim Hund erfolgte unter der Mitarbeit von Dr. O. Harth und Dr. D. P. Mertz.

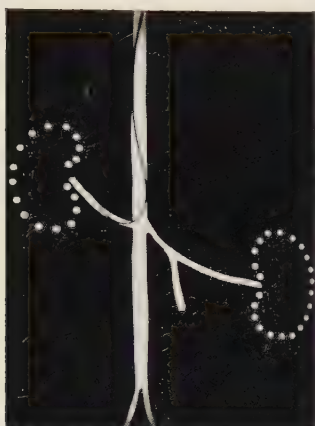


Abb. 2

Abb. 2. Katheter in der rechten Nierenvene (Modell).

Abb. 3. Katheter in der rechten Nierenvene beim Hund (Röntgenaufnahme). Man erkennt an der Unschärfe der Katheterspitze die Bewegungen der Niere und ihres Gefäßstiels mit der Atmung.



Abb. 3

Zusammenfassung/Summary/Résumé

Es wird eine Technik beschrieben, die es ermöglicht, beim Hund von der V. jugularis her einen Katheter in die rechte Nierenvene einzuführen. Mit dem Verfahren lassen sich auch andere Venen katheterisieren.

The author describes a technique permitting to introduce, from the direction of the vena jugularis, a catheter into the right renal vein of the dog. This procedure equally permits the catheterization of other venes.

L'auteur décrit une technique qui permet d'introduire, chez un chien, une sonde, depuis la veine jugulaire, dans la veine rénale droite. Ce procédé permet de sonder d'autres veines aussi.

Schrifttum

- 1 Warren, J. V., E. S. Brannon und A. J. Merril, Science **100** (1944): 108 —
- 2 Bradley, S. E., J. J. Curry und G. P. Bradley, Fed. Proc. **6** (1947): 79 —
- 3 Reubi, F. C. und A. H. Schroeder, J. Clin. Invest. **28** (1949): 114 —
- 4 Black, D. A. K. und M. G. Saunders, Lancet **I**, (1949): 733 —
- 5 Czok, G. und W. Kreienberg, Zschr. exper. Med. **119** (1952): 535 —
- 6 Forßmann, W., Klin. Wschr. **1929**: 2085 —
- 7 White, H. L., Amer. J. Physiol. **130** (1940): 454 —
- 8 Corcoran, A. C., H. W. Smith und I. H. Page, Amer. J. Physiol. **134** (1941): 333 —
- 9 Phillips, R. A., V. P. Dole, P. B. Hamilton, K. Emerson jr., R. M. Archibald und D. D. Van Slyke, Amer. J. Physiol. **145** (1946): 314 —
- 10 Warren, J. V. und E. S. Brannon, Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **55** (1944): 144

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Marburg/Lahn
(Direktor: Prof. Dr. Kurt Kramer)

Chronaximetrische Studien über die Honigwirkung am Froschherzen

Von Heinz Haun

Mit 5 Abbildungen

Eingegangen am 5. März 1954

Einleitung

Es entspricht einer alten Erfahrung, daß durch (vermehrtes) Zuckerangebot die mechanische Leistung des hypodynamen Herzens gesteigert werden kann. Diese Tatsache fand in der Experimentalphysiologie durch „Ergänzung“ der Ringerschen Lösung zur Lockeschen, in der klinischen Herzpathologie durch Anwendung intravenöser Zuckerinfusionen (Büdinger¹⁾ ihren Niederschlag. Die Form des dem Herzen darzubietenden Zuckers wurde hierbei zunächst der im Blut natürlich gegebenen angeglichen: man verwendete den Traubenzucker (Glukose) und hatte befriedigende Erfolge. Später gelangte man zu der Erkenntnis, daß sich die durch Zuckerzufuhr erreichbare Herzförderung bei Fruktose günstiger gestalten kann, indem diese Zuckerform rascher aus dem Blut aufgenommen wird, vermehrt zu Glykogenbildung führt und offenbar auch leichter im Tätigkeitsstoffwechsel verwertet wird (Bornstein u. Holm², Gremels^{3,4}, Lasch u. Kaloud⁵). Die Fruktose hat ebenfalls Eingang in die Zuckertherapie gefunden.

Ein weiterer Fortschritt demgegenüber wurde erzielt durch den Nachweis, daß dem Honig am geschädigten Froschherzen eine noch tiefergreifende Förderung zukommt. Auf Grund vorliegender Erfahrungen konnte vermutet werden, daß diese bevorzugt günstige Wirkung allein dem besonders gearteten Zuckergemisch (Glukose + Fruktose + Saccharose) im Honig zuzuschreiben sei. So findet man bei Weinstein u. Roe⁶ Hinweise für eine gegenseitige Förderung der Wirkung der einzelnen Zuckerkomponenten, die in einer „potenzierten“ Gesamtwirkung sichtbar wird. Dies trifft zwar zu, doch haben die analysierenden Versuche von Koch⁷ am Froschherzen zu der wertvollen Feststellung geführt, daß der Honig zusätzlich einen die Zuckerverwertung fördernden cholinergischen Wirkstoff enthält, dem im Komplex der Honigextraktwirkung am Herzen eine beachtliche Bedeutung zukommt. Die summarische Vorstellung, die Koch

sich vom Zusammenwirken der Honigkomponenten am Herzen macht, lautet etwa dahin, daß der cholinergische Faktor der Wirksamkeit des Zuckergemisches durch seine (parasympatische) Schonungs- und Erholungswirkung am Substrat sozusagen „den Weg bereitet“ und sie weiter steigert. Der Änderungsgang der Blutzuckerwerte und des O_2 -Verbrauches bei Dauerinfusionen einzelner Zuckerformen sowie des Invertzuckers im Vergleich zur Honigextraktwirkung beim Warmblüter spricht durchaus für solche Zusammenhänge: alles weist auf eine verbesserte Zuckerverwertung hin und die Bezeichnung des dem Honig eigenen Wirkkörpers als „Glykutil-Faktor“ (Glykose-Utilisationsfaktor) durch Koch erscheint sinnvoll⁷. Klinische Erfahrungen hierzu enthält die Arbeit von Schimert⁸.

Marquardt und Vogg^{9, 10}, sowie Goldschmidt und Mitarbeiter¹¹ glauben durch chemische Analyse und biologische Testuntersuchungen den cholinergischen Faktor des Honigs als Acetylcholin (ACh) identifiziert zu haben. Die Annahme, daß es sich um ACh handle, lag von vorneherein nahe. Es blieb aber die sehr wichtige Frage offen: was bedingt die außerordentlich hohe Stabilität des cholinergischen Faktors im Honig, die dem reinen ACh nicht zukommt, und die ihn beispielsweise unempfindlich macht gegen Hitzesterilisation oder Entfärbung durch 30 %iges Wasserstoffsuperoxyd. Marquardt vermutet das ACh im Honig einerseits durch den pH-Wert 4-5, vor allem aber durch die Anwesenheit von Cholin vor dem Zerfall geschützt. Bis zur völligen Klarstellung der Natur des cholinergischen Faktors dürften hier noch weitere Versuchsergebnisse abzuwarten sein.

Die im folgenden zu schildernden Versuche machten es sich zur Aufgabe, der in der Zucker- und insbesondere in der Honigwirkung liegenden Problematik von einem anderen — reizphysiologischen — Gesichtspunkt aus weiter nachzugehen. Ihr Plan war, das Froschherz an Hand präziser Rheobasen- und Chronaxiebestimmungen bei Einwirkung der in Frage stehenden leistungsfördernden Stoffe vergleichsweise auf die Änderung seiner Erregbarkeit als einer seiner wesentlichsten Funktionseigenschaften zu prüfen, um festzustellen, ob sich der Honig nach Aussage dieses Testes, infolge seines Gehaltes an cholinergischen Inhaltsstoffen, in seiner Wirkung anders verhielte, als das ihm eigene Zuckergemisch allein. Außerdem war in gleicher Hinsicht der Honig mit einem ihm nachgebildeten ACh-Zuckergemisch messend zu vergleichen, da sich hieraus eine genauere Wertung des cholinergischen Honigfaktors ergeben konnte.

Methodik

Die Versuche fanden in den Monaten Mai—September 1953 statt. Versuchsobjekt war das isolierte Herz weiblicher Eskulenten.

Das Herz wurde in der üblichen Weise mit der Straubschen Kanüle versehen, die zur Vermeidung eines schädlichen Raumes so kurz wie möglich gehalten war. Die Herzspitze wurde mit einem Schreibhebel verbunden. Zur Speisung diente Ringersche Lösung der von Dittler¹² für die Sommermonate angegebenen Zusammensetzung. Wenn am geschwächten (hypodynamen) Herzen beobachtet werden sollte, wurde den Versuchen eine Ermüdungsphase vorangestellt, während derer das Herz am belasteten Schreibhebel solange Arbeit zu leisten hatte, bis seine Hubhöhe auf mindestens die Hälfte (oft auf ein Drittel) abge-

sunken war. Während dieser Zeit fand ein 6—12maliger Wechsel der Ringerlösung statt; außerdem wurde das Herz mit der gleichen Lösung von außen feucht gehalten. Für die Chronaxiebestimmung war der Ventrikel durch Anlegen der zweiten Stanniusligatur stillgelegt; hiermit wurde gleichzeitig ein Rückfließen der Lösung in den Vorhof und so ein unerwünschter Einfluß des letzteren auf die Ergebnisse vermieden. Während der Messungen befand sich die gesamte Anordnung (Herz und Kanüle) in einer feuchten Kammer. Der Lösungswechsel erfolgte durch eine feine Öffnung in der Deckplatte der Kammer mittels Spritze und Hohnadel, die bis zur Ausflußöffnung der Kanüle hinabreichte, so daß (während einer Systole) auch der Herzinhalt praktisch vollkommen abgesaugt werden konnte.

Eine Übersicht der Reizanordnung für die Rheobasen- und Chronaxiebestimmungen gibt Abb. 1. Als Stromquelle diente der Gleichstrom des Hausnetzes. Zur Rheobasenbestimmung wurde ein Potentiometer verwendet; die Höhe der an diesem abgegriffenen Spannung konnte an einem parallelgeschalteten Volt-

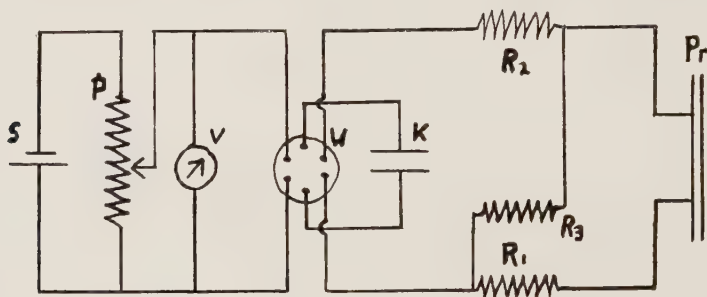


Abb. 1. Reizanordnung. S = Stromquelle, P = Potentiometer, V = Voltmeter, W = Wippe ohne Kreuz, K = Stöpselkondensator, R_1 = Widerstand 7000 Ohm, R_2 = Widerstand 10 000 Ohm, R_3 = Widerstand 3000 Ohm, Pr = Präparat.

meter abgelesen werden, so daß die notwendige Spannung einer ständigen Kontrolle unterlag. Die Verdopplung der Schwellenspannung (Rheobase) wurde durch Veränderung der Potentiometereinstellung erreicht, wobei wieder eine Überprüfung mit Hilfe des Voltmeters gegeben war. Als Kondensator fand ein Präzisions-Glimmerkondensator mit Stöpselschaltung Verwendung mit einem Meßbereich von 0,01 bis 1,1 μF . In den Stromkreis war eine *Lapicquesche* Widerstandskombination eingeschaltet, um Widerstandsänderungen am Objekt oder den Elektroden unschädlich zu machen. Die Stromzuführung zum Präparat erfolgte über unpolarisierbare Zinksulfat-Tonstiefelektroden und ringergetränkte kurze Baumwollfäden. Diese wurden an der Spitze und an der Basis der Herzkammer unverschieblich fixiert. Die Kathode befand sich immer an der Herzspitze. Die vielfach geübte Stromzuleitung von der Kanüle aus, wobei die gesamte Innenfläche des Ventrikels zur indifferenten Elektrode wird, wurde verworfen, um Schwankungen der Stromstärke und Stromdichte in Abhängigkeit von der Leitfähigkeit der im Herzen befindlichen Lösung zu vermeiden. Das Auslösen der Reizströme erfolgte mittels Hg-Schlüssels (Wippe ohne Kreuz) von Hand bei einem zeitlichen Abstand von 5 Sekunden zwischen je 2 Reizen. Die Rheobasenwerte wurden in Potentiometer-Skalenteilen, die der Chronaxien in μF niedergelegt.

Die Zusammensetzung der verwandten Lösungen

Die in vorliegenden Versuchen verwandten Honiglösungen waren ausnahmslos M 2-Präparate, die von den *Woelm*-Werken — für den besonderen Zweck ohne den Konservierungszusatz — in großzügiger Weise zur Verfügung gestellt

wurden. Für die freundliche Unterstützung sei auch an dieser Stelle herzlichst gedankt. Alle das Werk verlassenden M 2-Präparate sind an einem Standard-Honig auf gleiche Stärke der cholinergischen Wirkung getestet. Diese Maßnahme erwies sich bei den in dieser Hinsicht zu beobachtenden Wirksamkeitsschwankungen des zur Verarbeitung anfallenden Materials als erwünscht. Die vergleichsweise in der Untersuchung verwandten Zucker waren *Merck*-Präparate, das ACh das Präparat der Firma *Hoffmann la Roche*.

Im Folgenden sei kurz auf die quantitative Zusammensetzung der zur Anwendung gebrachten honigähnlichen Zucker-, ACh- und ACh-Zucker-Gemischlösungen eingegangen. Die Werte der im Honig enthaltenen Zuckermengen sind der *Woelm*-Literatur^{13, 14} entnommen. Der Gehalt an cholinergischem Faktor wurde ganz auf freies ACh bezogen, und der Konzentrationsangabe ein von *Marquardt*¹⁰ ermittelter durchschnittlicher ACh-Gehalt des Honigs zugrunde gelegt, d. h. es wurden 2,5 mg ACh auf ein kg Honig angenommen. Hiernach entspricht der 1 %igen Honigextraktlösung je ccm ein Gehalt von: 4,3 mg Glukose, 4,7 mg Fruktose, 0,375 mg Saccharose und $1:2,5 \cdot 10^{-8}$ ACh. Diese Werte können nach dem Gesagten nur Annäherungswerte darstellen, da ebenso wie der Gehalt an cholinergischem Wirkstoff auch der Zuckergehalt des Honigs schwankt.

Die *Straubsche* Kanüle wurde immer gleichmäßig mit je 1 ccm Lösung beschickt.

Ergebnisse

Die Verfolgung der Erregbarkeitsänderungen des Froschherzens mit den Mitteln der Chronaxiemessung zielte auf die Feststellung relativer Werte ab an einem und demselben Objekt in verhältnismäßig rascher Folge und ohne Verlagerung der Elektroden. An sich wäre für diese Zwecke auch mit einfachen Schwellenmessungen alten *Stiles* (mittels Einzelinduktionsschlägen oder Kondensatorentladungen) auszukommen gewesen, da Änderungen des Schwellenstrommengen- bzw. -Stromdichtebedarfes und damit der Erregbarkeit unter den gegebenen Untersuchungsbedingungen auch so sicher erkennbar geworden wären, doch wurde der etwas weiterführenden und spezieller arbeitenden Chronaxiemessung (Ermittlung der Zeiterregbarkeit, die übrigens in der Rheobasenbestimmung ein ähnliches Schwellenmaterial liefert) der Vorzug gegeben. Über die Schwierigkeit ihrer Auswertung, wenn die Änderungen des Spannungs- und Zeitparameters einander entgegenlaufen, haben die mehrfachen kritischen Darlegungen von *Achelis*^{15, 16} aufgeklärt. Diese wurden geflissentlich beachtet, und der Beurteilung tunlichst solche Fälle zu Grunde gelegt, in denen beide Parameter gleichsinnig oder nur der eine von ihnen sich änderten. Auf jeden Fall wurden die jeweils kurz vor und nach der Chronaxiebestimmung zu erhebenden Rheobasewerte in die Deutung miteinbezogen und der erstere auch mitgeteilt, da aus der (vielfach geübten) Angabe nur der Chronaxieänderung Maß und Richtung der Erregbarkeitsänderung nicht verbindlich zu entnehmen sind.

Chronaxiemessungen am Herzen unter der Einwirkung (enteiweißter) Honiglösung liegen noch nicht vor, wohl aber solche unter der Wirkung der wichtigsten seiner (bekannten) Komponenten, der Zucker und des ACh.

Mit der Wirkung des Zuckers (Glukose) auf die Chronaxie des Froschherzens befaßt sich eine Arbeit von *Verry* und *Colle*¹⁷, allerdings bei Verwendung einer Lösung von Glukose in 0,04 %igem Natriumbikarbonat. Die Autoren fanden (nach Ablauf eines unbestimmbaren „paradoxen“ Stadiums) eine Erhöhung der Rheobase und, leicht nachhinkend, auch der Chronaxie, während die Rheobase sodann langsam wieder abzusinken pflegte: das Ergebnis bedeutet für die ersten 10 Minuten eine Herabsetzung der Erregbarkeit.

Die zuerst von *Fredericq*^{18, 19, 20} beobachtete Verkürzung der Herzkammerchronaxie bei Vagusreizung bzw. ACh-Einwirkung findet sich mehrfach in der Literatur bestätigt (*M. Lapique* u. *C. Veil*²¹, *Field* u. *Brücke*²², *Nowinski*²³).

Da die Systole des Herzens unter Parasympatikuseinfluß gleichzeitig verkürzt ist, d. h. beschleunigt verläuft, so kann die Chronaxieverkürzung unter ACh als Bestätigung der auch sonst geltenden „Chronaxieregel“ angesprochen werden, wonach rascher reagierende Gewebe eine kürzere, träger reagierende eine längere Chronaxie haben.

Die Zucker und das ACh verschieben nach diesen Angaben, einzeln wirkend, die Herzchronaxie also in entgegengesetzter Richtung. Damit schließt die geplante Honiguntersuchung, wie es scheint zum ersten Mal im Schrifttum, die besondere Problematik ein, das Ergebnis des Zusammenspiels eines so gearteten Stoffgemisches (s. u.) am Chronaxieverlauf zu studieren. Dies schien verlockend, doch war mit dieser Komplizierung natürlich eine Erschwerung der Deutbarkeit der Versuche in Kauf zu nehmen.

Die im folgenden gegebene Darstellung der Befunde, wie sie sich mit den geschilderten technischen Mitteln ergaben, geht den Weg, daß zunächst die Einzelwirkung des Zuckergemisches und des ACh am isolierten Herzventrikel mitgeteilt wird, um für die Ausdeutung der bei einem ACh-Zuckergemisch und Honig zu erhebenden Wirkungsergebnisse die Unterlage zu schaffen.

I. Rheobase und Chronaxie bei Einwirkung von Zuckerlösung

Die dem Zuckergemisch des Honigs nachgebildeten Zuckerlösungen zeigten in angemessener Verdünnung (hier Konzentrationen von 0,94 ‰ und 1,88 ‰, Honiglösungen von 1 ‰ und 2 ‰ entsprechend; s. o.) bei der Einwirkung auf die Herzkammer sowohl bei frischen als auch bei ermüdeten Herzen in den ersten 5—10 Minuten eine Erhöhung der Rheobasen- und Chronaxiewerte, ähnlich den Befunden von Verryp und Colle¹⁷. Dieser zumeist völlig eindeutigen Wirkung ging — ebenfalls in Bestätigung der alten Angaben — ein etwa 30 sec dauerndes „paradoxes“ Stadium voraus, in dem die Erregbarkeitsänderungen regellos schwankten. Doch schloß sich sehr rasch das besagte Steigen beider Werte an, das kontinuierlich verlief und während fortbestehender Zuckerwirkung in den meisten Fällen die Tendenz zu leichtem Wiederabsinken der Rheobase zeigte. Ringerspülung erbrachte in den ersten 10 Minuten ein Wiederabsinken der Parameterwerte, in der Regel ohne daß der Ausgangswert erreicht wurde. Dies kam nur bei ermüdeten Herzen gelegentlich zur Beobachtung.

Eine Änderung der Kontraktionshöhen unter Zuckerwirkung wurde bei frischen Herzen nicht festgestellt. Bei ermüdeten Herzen, die $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$ ihrer ursprünglichen Kontraktionshöhe verloren hatten, erfolgte ein Ansteigen der Hubhöhen unter Zuckereinfluß, doch ohne daß die volle Ausgangshöhe erreicht wurde; andererseits ging die erreichte Steigerung durch Ringerspülung nicht wieder ganz zurück. Dabei konnte im Stadium der Leistungssteigerung häufig ein längeres Verharren des Herzens im systolischen Kontraktionszustand und ein gedehnteres diastolisches Erschlaffen, meist ohne Hebung der Fußpunkte, beobachtet werden.

II. Rheobase und Chronaxie bei Einwirkung von ACh-Lösung

ACh führte bei Einwirken auf die Kammer frischer und ermüdeter Herzen auch nach den neu erhobenen Befunden meist zu einer Steigerung der Erregbarkeit bei gleichzeitigem negativ inotropen Effekt: die Chron-

axiewerte sanken, die Rheobasen änderten sich in gleichem Sinn. Diese Parameterverschiebung wurde bei Konzentrationen von $1:2,5 \cdot 10^{-8}$ und $1:5 \cdot 10^{-8}$ (s. o.) gefunden. Bei 15 frischen Herzen wurden nur 2 mal eine Erhöhung und 3 mal keine Veränderung der Chronaxie festgestellt. Die Erhöhung war das eine Mal mit einer kaum wahrnehmbaren negativen Inotropie verbunden, das andere Mal war diese zwar stärker, verschwand aber sehr rasch. Bei ermüdeten Herzen war die negativ inotrope Wirkung, absolut genommen, begreiflicherweise geringer; zu einer Erhöhung der Chronaxiewerte kam es hier in keinem Fall. Ein strenges Parallelgehen des Grades der Chronaxieverkürzung und desjenigen des negativ inotropen Effektes bestand weder bei frischen noch bei ermüdeten Herzen.

Nach Ringerspülung zeigten sich die Veränderungen reversibel, wobei die Parameterwerte allerdings zunächst für einige Zeit unter dem Ausgangsringerwert verblieben, die Kontraktionshöhen aber sofort zur Ringer Ausgangslage zurückkehrten.

Angesichts dieses im allgemeinen recht eindeutigen Ergebnisses taucht, wichtig für vorliegende Problematik, die im Schrifttum schon mehrfach diskutierte Frage auf, inwieweit der sichtbar werdende Effekt einer „primären“ oder einer nur „sekundären“ Wirkung des ACh entspringt, wobei als „sekundär“ eine erst durch den veränderten Systolenablauf bedingte Rheobasen- und Chronaxieänderung verstanden wird. Field u. Brücke²² insbesondere, die dieser Alternative auf experimentellem Wege nachgingen, sprechen dem Vaguseinfluß neben der unleugbaren „sekundären“ auch eine unmittelbare („primäre“) Wirkung auf die Herzerregbarkeit zu und werden hierin von Nowinski²³ bestätigt, der die Chronaxieverkürzung am vagusgereizten Herzen ausgeprägter fand als am Stanniusherzen. Neue Belege für die Richtigkeit dieser Auffassung können aus gewissen Befunden vorliegender Untersuchung abgeleitet werden.

III. Rheobase und Chronaxie bei Einwirkung des ACh-Zuckergemisches

Anstatt die beiden besprochenen Befundgruppen unmittelbar den Befunden bei Applikation von Honigextrakten (M 2) gegenüberzustellen und die Aufklärung der Honigwirkung rein spekulativ zu versuchen, wurde ein experimentelles Zwischenglied eingeschaltet und ein aus dem Zucker und ACh möglichst honiggleich aufgebautes Gemisch am Herzen geprüft. Die Konzentrationen entsprachen denen einer 1 % und 2 %igen Honiglösung (s. o.).

Es kann für diese Versuchsreihe, dies sei vorweggenommen, nicht ein bestimmtes Ergebnis als vorwiegend verwirklicht herausgeschält werden, da sich 2 Gruppen widersprechender Befunde in etwa gleicher Zahl gegenüberstehen. Sie müssen als gleichwertig nebeneinandergestellt werden; dies gilt sowohl für die frischen als auch für die ermüdeten Herzen. Eine Übersicht über die Ergebnisse vermitteln die Tabellen 1 u. 2.

Bei der Verwendung frischer Herzen wurde in allen Fällen eine sofort einsetzende negativ inotrope Wirkung beobachtet. Gegenüber diesem

immer gleichartigen mechanischen Effekt ergaben sich Veränderungen der Erregbarkeitsparameter in wechselnder Richtung. Bei 12 Herzen senkten sich 5 mal Rheobase und Chronaxie, 4 mal stiegen sie gleichsinnig an, und 3 mal wurde ein gegensinniges Verhalten mit verkürzter Chronaxie

Tabelle 1

Rheobasen- und Chronaxieänderungen der Kammer frischer Froschherzen bei Einwirkung von ACh-Zuckergemisch

Lfd. Nr.	Konzentration	Ringer vorher		ACh-Zucker		ino-troper Effekt	Ringer nachher		ino-troper Effekt
		Rh	Ch	Rh	Ch		Rh	Ch	
1	1	21,4	0,21	21,0	0,20	—	22,4	0,22	+
2	1	12,1	0,24	11,1	0,23	—			
3	1	14,1	0,25	15,2	0,24	—	15,0	0,24	+
4	1	15,9	0,24	16,8	0,23	—	16,9	0,23	+
5	1	14,5	0,29	15,5	0,30	—	14,8	0,29	+
6	2	18,4	0,25	17,2	0,23	—	17,5	0,24	+
7	2	22,1	0,27	20,4	0,24	—	19,8	0,26	+
8	2	18,9	0,28	19,9	0,29	—	21,0	0,29	+
9	2	19,8	0,29	19,6	0,26	—	20,0	0,29	+
10	2	22,1	0,30	22,6	0,28	—	23,7	0,28	+
11	2	22,4	0,29	24,3	0,30	—	23,9	0,29	+
12	2	25,5	0,26	27,5	0,28	—	26,1	0,26	+

und erhöhter Rheobase beobachtet. Es war im Erregbarkeitsgang der beiden ersten Ergebnisgruppen erscheinungsmäßig also einmal ein Überwiegen der ACh-, das andere Mal der Zuckerwirkung (bei allerdings persistierender Kontraktionsverkleinerung) zu verzeichnen. Die dritte Gruppe steht zwischen beiden.

Tabelle 2

Rheobasen- und Chronaxieänderungen der Kammer ermüdeten Froschherzen bei Einwirkung von ACh-Zuckergemisch

Lfd. Nr.	Konzentration	Ringer vorher		ACh-Zucker		ino-troper Effekt	Ringer nachher		ino-troper Effekt
		Rh	Ch	Rh	Ch		Rh	Ch	
1	1	13,7	0,22	15,5	0,25	+	17,0	0,23	o
2	1	18,5	0,23	21,1	0,235	+	20,0	0,22	o
3	1	12,5	0,27	15,1	0,28	+	17,4	0,27	—
4	2	18,0	0,26	17,4	0,25	—	17,5	0,26	+
5	2	12,5	0,27	14,8	0,24	—	16,1	0,23	+
6	2	20,1	0,24	19,3	0,24	—	21,0	0,25	+
7	2	19,1	0,24	22,1	0,23	+	22,4	0,24	o

Auch bei e r m ü d e t e n Herzen stellten sich wechselnde Ergebnisse der Erregbarkeitsänderung dar, in etwa gleicher zahlenmäßiger Verteilung wie bei frischen Herzen. Die Erscheinungen lagen jedoch insofern einfacher, als hier — bei nun zwar inkonstantem inotropen Effekt — die positive Inotropie mit einem Steigen, die negative mit einem Fallen der Erregbarkeitsparameter verbunden war.

Wie diese Befunde lehren, tritt das ACh in der Kombination mit dem Zuckergemisch, je nach den Umständen, nicht immer sichtbar in Erscheinung, weder in der Dynamik, noch in der nachweisbar werdenden Erregbarkeitsänderung. Bei frischen Herzen konnte zwar stets eine negativ inotrope Wirkung beobachtet werden, die Rheobase- und Chronaxiewerte entsprachen dabei aber z. T. rein dem Zuckereinfluß. Bei ermüdeten Herzen zeigten die Ergebnisse, daß schon von vorneherein eine positiv inotrope Wirkung eintreten kann mit den dem Zuckereinfluß entsprechenden Rheobasen und Chronaxien. Diese Art der Vielgestaltigkeit der Befunde legt den Gedanken nahe, daß die Geneigtheit des Herzens, auf den einen oder den anderen der ihm gebotenen Faktoren anzusprechen, nach seiner jeweiligen „inneren Verfassung“, etwa je nach dem Maß der „Erschöpfung“ und des augenblicklichen Energiebedarfes, wechselt, so daß die zeitliche Folge und das Maß der Erregbarkeits- und mechanischen Leistungsänderung von Fall zu Fall verschieden gefunden wird. In diesem Sinn tritt im Wettstreit zweier gegensinnig wirkender Stoffe die „Funktionslage“ des Herzens als erfolgbestimmend hinzu.

IV. Rheobase und Chronaxie bei Einwirkung von Honiglösung

Waren die Ergebnisse bei der Einwirkung des ACh-Zuckergemisches den besagten auffallenden Schwankungen unterworfen, so mußte, falls neben Zucker einfach freies ACh im Honig vorliegt und dieser sonst keine Besonderheit aufweist, die in der Wirkung sichtbar wird, für die Lösung des Honigs (M 2) die gleiche Streuung erwartet werden.

Bei der Betrachtung der Übersichtstabellen (s. Tab. 3 u. 4) ergibt sich aber ein anderes Bild, nach dem sich das Zusammenspiel der Einzelwirkungen auf Erregbarkeit und mechanische Leistung, auch der Richtung nach, beim Honig viel harmonischer regelt. Immerhin ist es auch hier erforderlich, die Ergebnisse am frischen und ermüdeten Herzen getrennt zu betrachten.

Bei Einwirkung von Honig in Konzentrationen von 0,8 % an aufwärts traten am f r i s c h e n Herzen in der Mehrzahl der Fälle Steigerungen der Erregbarkeit ein: die Werte der Rheobasen und Chronaxien waren erniedrigt. Die damit i m m e r verbundene negative Inotropie wurde öfter noch während der Honigeinwirkung durch langsame Steigerung der Kontraktionsleistung abgelöst; die Parameterwerte blieben aber trotzdem gesunken. (Die gegensinnige Verschiebung von Rheobase und Chronaxie bei den Versuchen Nr. 14 und 20 fällt hier ganz aus dem Rahmen, auch entsprechen die Ergebnisse der Versuche Nr. 26 und 27 bei Konzentrationen von 4 % und 5 % — vermutlich wegen der Überdosierung — nicht der sonst allgemein beobachteten Änderungsform.).

Tabelle 3

**Rheobasen- und Chronaxieänderungen der Kammer frischer Froschherzen
bei Honigeinwirkung**

Lfd. Nr.	Konzentration	Ringer vor Honig		Honig		ino- tropher Effekt	Ringer nach Honig		ino- tropher Effekt
		Rh	Ch	Rh	Ch		Rh	Ch	
1	0,8	18,9	0,26	19,0	0,26	—	18,5	0,26	+
2	0,8	17,2	0,28	17,2	0,28	o	17,5	0,29	o
3	0,8	20,4	0,26	19,8	0,25	—	19,7	0,27	+
4	0,8	26,3	0,27	26,2	0,27	o	26,4	0,28	o
5	0,8	21,5	0,27	21,5	0,26	o	22,1	0,27	o
6	0,8	19,5	0,27	18,7	0,25	—	18,7	0,27	+
7	0,8	18,6	0,27	17,5	0,26	—	18,5	0,27	+
8	0,8	18,5	0,27	17,5	0,24	—	18,6	0,27	+
9	1	15,1	0,20	13,9	0,19	—	13,9	0,21	+
10	1	15,8	0,21	13,9	0,20	—	16,1	0,20	+
11	1	17,0	0,28	15,7	0,24	—	17,1	0,28	+
12	1	16,1	0,20	14,8	0,19	—	15,3	0,20	+
13	1	15,8	0,27	14,9	0,25	—	15,4	0,27	+
14	1	15,1	0,21	12,9	0,23	—	13,5	0,21	+
15	1	21,3	0,26	19,8	0,25	—	19,7	0,27	+
16	1	15,1	0,20	14,4	0,185	—	14,8	0,20	+
17	2	20,1	0,27	18,5	0,26	—	21,1	0,27	+
18	2	20,2	0,30	19,5	0,27	—	19,2	0,30	+
19	2	16,1	0,26	13,9	0,26	—	14,5	0,30	+
20	2	15,1	0,21	12,9	0,25	—	15,1	0,21	+
21	2	9,1	0,27	7,9	0,25	—	8,7	0,29	+
22	2	18,5	0,27	18,1	0,25	—	18,3	0,27	+
23	2	18,2	0,29	16,5	0,29	—	16,9	0,31	+
24	3	13,4	0,36	11,5	0,34	—	13,3	0,36	+
25	4	15,1	0,26	13,9	0,22	—	14,7	0,27	+
26	4	16,4	0,28	17,5	0,32	—	17,3	0,30	+
27	5	17,5	0,30	23,0	0,31	—	21,5	0,25	+

Die Ringerspülung hatte ein Wiederansteigen beider Parameterwerte zur Folge, die meistens den Anfangsringerwert erreichten (vereinzelt wurde er etwas überschritten); die Kontraktionshöhen gelangten wieder ganz zur Ausgangslage. Beispiele hierfür sind in den Tab. 5 und 6 mit den Abb. 2 und 3 niedergelegt.

Die Einwirkung auf ermüdete Herzen zeigte fast immer eine Erscheinung, wie sie ähnlich auch schon bei dem ACh-Zuckergemisch beobachtet wurde, nämlich eine sofort einsetzende positiv inotrope Wirkung, oder einen nur kurz angedeuteten negativen Vorschlag, dem ein schnelles Ansteigen über die Ausgangshöhe folgte. Dabei waren — im Unterschied zur Wirkung des ACh-Zuckergemisches — die Rheobasen- und Chronaxiewerte dauernd erniedrigt. Auch in Fällen flüchtig angedeuteten negativ

Tabelle 4

Rheobasen- und Chronaxieänderungen der Kammer ermüdeten Froschherzen bei Honigeinwirkung

Lfd. Nr.	Konzentration	Ringer vor Honig		Honig		inotroper Effekt	Ringer nach Honig		inotroper Effekt
		Rh	Ch	Rh	Ch		Rh	Ch	
1	0,8	17,3	0,25	17,2	0,23	+	17,2	0,21	o
2	0,8	22,6	0,20	21,4	0,18	+	21,5	0,18	—
3	0,8	17,6	0,24	16,6	0,22	+	17,1	0,22	o
4	0,8	13,5	0,27	15,0	0,24	+	17,6	0,25	—
5	1	12,5	0,24	10,5	0,22	+	10,4	0,23	—
6	1	11,5	0,24	10,6	0,21	+	11,4	0,23	o
7	1	14,3	0,25	14,2	0,23	+	13,5	0,24	—
8	1	22,5	0,24	22,3	0,22	+	23,3	0,24	o
9	1	11,4	0,30	10,7	0,275	+	11,0	0,28	—
10	1	16,5	0,26	15,6	0,25	+	16,5	0,25	—
11	1	16,6	0,27	16,0	0,26	+	16,7	0,27	—
12	2	18,2	0,20	16,9	0,20	+	17,5	0,20	—
13	2	16,2	0,22	15,1	0,21	+	15,8	0,24	—
14	2	17,4	0,21	16,8	0,20	+	18,1	0,22	o
15	2	14,3	0,25	15,1	0,26	—	14,5	0,25	+
16	2	21,7	0,25	20,3	0,23	+	20,2	0,25	—
17	2	17,6	0,25	17,5	0,22	+	19,1	0,24	o
18	2	13,9	0,255	13,6	0,24	+	13,9	0,245	o
19	2	15,2	0,25	14,8	0,23	+	14,9	0,25	—
20	4	20,3	0,23	18,6	0,23	—	15,1	0,26	+
21	4	17,9	0,24	18,6	0,26	+	21,5	0,23	o

Tabelle 5

2 %ige Lösung

Nr.	Zeit	Lösung	Rh	Ch	Rh
4	16 ²⁰	Ringer	18,5	0,27	18,5
5	16 ²³	Honig 2 %	18,6	0,25	18,3
6	16 ²⁶	„	18,1	0,25	18,0
7	16 ³⁰	Ringer	18,5	0,26	18,3
8	16 ³³	„	18,3	0,27	18,3

Tabelle 6

1 %ige Lösung

Nr.	Zeit	Lösung	Rh	Ch	Rh
16	12 ³⁶	Ringer	15,1	0,20	15,1
17	12 ⁴⁰	Honig 1 %	14,7	0,19	14,8
18	12 ⁴⁴	„	14,4	0,185	14,3
19	12 ⁴⁸	Ringer	14,9	0,205	14,5
20	12 ⁵²	„	14,8	0,20	14,7

Rheobasen- und Chronaxieänderungen der Kammer frischer Herzen bei Honigeinwirkung. Zur Darstellung ausgewählt sind die Versuche 22 und 16 der Tabelle 3. Die fortlaufende Numerierung der 1. Spalte entspricht der Versuchsbezeichnung der Abb. 2 und 3.



Abb. 2. Beleg zu Tab. 5. Negativ inotroper Effekt bleibt bestehen. Die Lücken zwischen den Einzelzuckungen entsprechen unterschwelligen Reizungen.

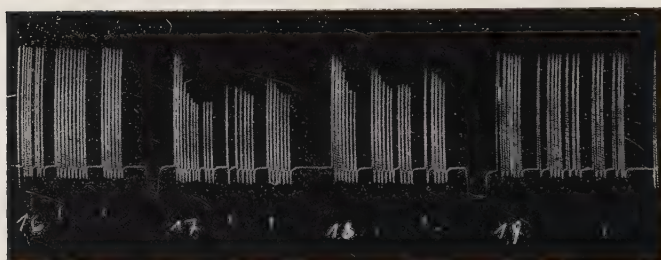


Abb. 3. Beleg zu Tab. 6. Negativ inotroper Effekt löst sich langsam.

inotropen Effektes mit rascher Überhöhung der Kontraktionen traf dies regelmäßig zu. Nach Ringerspülung bestand Reversibilität der Wirkung, wobei die Parameterwerte ebenfalls noch einige Zeit unter dem Ringerausgangswert verharren. Zugleich konnte meist ein zeitliches Fortbestehen der verbesserten Kontraktionshöhen verzeichnet werden. Diese Wirkungseigentümlichkeiten bei ermüdeten Herzen seien mit Tab. 7 und 8, sowie den Abb. 4 und 5 belegt.

Auf Grund dieser Befunde kann es als erwiesen betrachtet werden, daß die angewandte Honiglösung die Erregbarkeit der Herzkammer des Frosches auf jeden Fall steigert. Es kommt dies zum Ausdruck in der sich verkürzenden Chronaxie bei gleichsinnig veränderter Rheobase. Insbesondere die Ergebnisse am ermüdeten Herzen sprechen eindeutig dafür, daß dem Honig — mehr als dem ACh-Zuckergemisch — eine Wirkungskonstellation eigentümlich ist, die durch Regelung des energetischen Geschehens unter nachhaltiger Erregbarkeitssteigerung am ehesten eine Förderung der mechanischen Herzleistung verbürgt.

Rheobasen- und Chronaxieänderungen der Kammer ermüdeten Herzen bei Honigeinwirkung. Zur Darstellung ausgewählt sind die Versuche Nr. 6 und 18 der Tabelle 4. Die Versuchsnummern der 1. Spalte entsprechen den — unmittelbar sich aneinanderreihenden — Messungen der Abb. 4 und 5 (die fehlenden Nummern dienen zur Bezeichnung eines parallel laufenden Versuches am spontan schlagenden Herzen). Bei den Abbildungen wurden die leeren Zwischenstrecken aus Raumgründen herausgeschnitten (s. Tab. 7 u. 8).

Tabelle 7

1 %ige Lösung

Nr.	Zeit	Lösung	Rh	Ch	Rh
6	12 ³⁰	Ringer	11,5	0,24	11,5
7	12 ³⁵	Honig	11,0	0,22	11,1
8	12 ⁴⁰	„	10,8	0,22	10,6
9	12 ⁴⁸	„	10,7	0,21	10,5
10	12 ⁵³	„	10,6	0,21	10,6
11	12 ⁵⁷	Ringer	11,0	0,21	10,8
13	13 ⁰⁶	„	11,4	0,23	11,3

Tabelle 8

2 %ige Lösung

Nr.	Zeit	Lösung	Rh	Ch	Rh
20	13 ²⁹	Ringer	13,9	0,255	13,9
22	13 ³³	Honig	14,1	0,24	14,2
23	13 ³⁷	„	14,0	0,245	13,8
24	13 ⁴⁰	„	13,6	0,24	13,6
26	13 ⁴⁴	Ringer	14,1	0,245	13,9
28	13 ⁴⁷	„	13,9	0,245	13,9

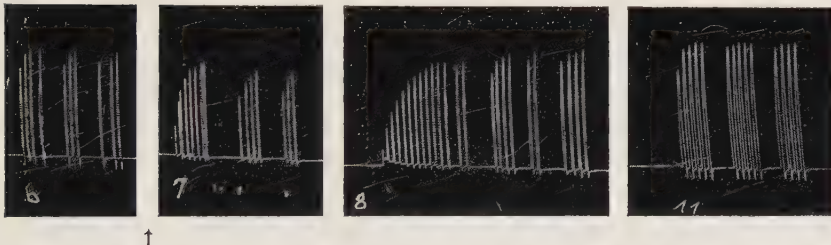


Abb. 4. Beleg zu Tab. 7. Negativ inotrope Wirkung löst sich langsam; Kontraktionen steigen über Ausgangsniveau. Bei ↑ Einfüllen der Honiglösung.

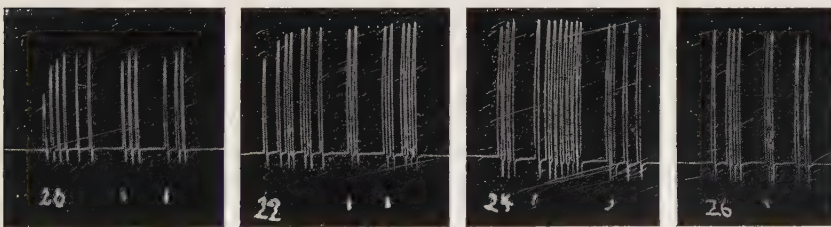


Abb. 5. Beleg zu Tab. 8. Sofortige Kontraktionserhöhung tritt ein. Bei ↑ Einfüllen der Honiglösung.

Besprechung der Ergebnisse

Auf Grund der mitgeteilten Ergebnisse kann die Frage, ob die Heranziehung der chronaximetrischen Erregbarkeitsmessung im Froschversuch als Test geeignet ist, zu einer Vertiefung unseres Einblickes in die Besonderheit der Honigwirkung zu führen, bejaht werden: es ließ sich bei

Einwirkung des Honigs auf die isolierte Kammer des Froschherzens eine eigenartig stabile Steigerung der Erregbarkeit aufzeigen, die in dieser Art der Ausprägung sowohl dem ACh allein als auch dem ACh-Zuckergemisch fehlt. Das Besondere dieser Wirkung liegt darin, daß die Chronaxieverkürzung sich allen, sonst gegensinnig sich auswirkenden Momenten gegenüber dauerhaft behauptet. Über die hierfür maßgebenden Zusammenhänge gibt das Verfahren allerdings keine Auskunft.

Die Streuung der Herzchronaxie-Messungen, die in gewissen Versuchsgruppen (ACh-Zuckergemisch) auch durch Häufung der Versuche nicht ausgeglichen werden konnte, entspricht alter Erfahrung (man vergleiche z. B. die Untersuchungen von *Fredericq*^{18, 19, 20}, *Field* und *Brücke*²², *Nowinski*²³). Sie ist verständlich aus dem Umstand, daß das Herz ein automatisch arbeitendes Organ ist, in dem im Streben nach selbsttätiger Erregungsbildung, dauernd Erregbarkeitsänderungen ablaufen. Bleiben diese frustrierend, so kann äußerlich der Eindruck voller Organruhe bestehen, die Erregbarkeit aber trotzdem schwankend gefunden werden. Da erregbarkeitsändernde Einflüsse wie die hier untersuchten das Herz hiernach in verschiedener Verfassung vorfinden, so werden sie eine verschiedene Beantwortung erfahren können und im Erfolg nicht vorherzusagen sein. Dies in erhöhtem Maß, wenn, wie beim ACh-Zuckergemisch, zwei Stoffe entgegengesetzter Wirkung zur Anwendung kommen, für deren jeden die Aufnahmbereitschaft des Herzens schwankt, so daß ganz verschiedene Reaktionskombinationen entstehen können. Eine Zurückführung des eigenartigen Schwankens der Befunde bald nach der Seite erleichterten Ansprechens auf die erregbarkeitssteigernde, bald auf die erregbarkeits-senkende Komponente des Stoffgemisches auf innere Zustands- und Stimmungsschwankungen des Herzens erscheint somit nicht unverständlich. Schon allein die Vielzahl der ACh-Wirkungsmöglichkeiten läßt hier (man vgl. *Rothschuh*²⁴) eine große Breite der Streuung zu. Die demgegenüber merkwürdig ausgleichende Wirkung des Honigs überrascht umso mehr.

Für eine Beurteilung der Wirkungszusammenhänge wirkt es dabei erschwerend, daß die beiden die Chronaxie beeinflussenden Komponenten im ACh-Zuckergemisch zwei ganz verschieden zu bewertende Partner sind. Während der eine (das Zuckergemisch) ein Nährmaterial darstellt, dem eigene Reizwirkung nicht zukommt, ist der andere ein ausgesprochener Wirkstoff, der fast allenthalben im Organismus im einen oder anderen Sinn regulierend in den Stoffwechsel der Organe eingreift und vielerorts selbst erregungsauslösend wirkt. Die kontraktionsfördernde Wirkung des Zuckergemisches — zumal am erschöpften Herzen — wäre hiernach wohl im wesentlichen aus der Auffüllung des zur Neige gehenden energieliefernden Materials zu verstehen und die sie begleitende Erregbarkeitsminderung als durch die Veränderung des Kontraktionsablaufes lediglich „sekundär“ bedingt anzusprechen, doch ist auch die Möglichkeit osmotischer Wirkungen und ihrer Folgen (Membranladungsänderung?) zu erwägen. Auch an eine einfache „Ballastwirkung“ durch das Überangebot an Nährmaterial sei gedacht. Käme eine solche in Betracht, so wäre es nicht unmöglich, daß das ACh bei seiner die Zuckerverwertung fördernden

Wirkung durch ü b e r m ä ß i g beschleunigte Bereitstellung verwertbarer Zuckerformen der eigenen Primärwirkung selbstregulatorisch eine Schranke setzte und auf die Dauer selbst mit dämpfte. Damit würde die Grenze für eine einfache Zuordnungsmöglichkeit der gegensinnigen Wirkungen an den einen oder den anderen Partner des (nach der Einzelwirkung) „antagonistischen“ Wirkstoffpaares weitgehend verwischt und ihrem Zusammenspiel im natürlichen Ablauf der Dinge mehr der Charakter einer besonders gearteten funktionellen Einheit gegeben. Doch ist dies alles zunächst noch vage, rein spekulative Hypothese!

Der t a t s ä c h l i c h e Ertrag vorliegender Untersuchung muß vorderhand auf die experimentelle Feststellung beschränkt werden, daß nach Maßgabe der Chronaxiebefunde sich die Erregbarkeit des Froschherzens unter Förderung der mechanischen Leistungsfähigkeit — entgegen allen dämpfend wirkenden Momenten — durch Honigeinfluß gesteigert hält. Der Vergleich mit dem Ergebnis bei Einwirkung eines ACh-Zuckergemisches entsprechender Zusammensetzung läßt den Schluß zu, daß der Honig diesem gegenüber eine Besonderheit besitzt, die seiner Wirkung einen das ganze Geschehen ausgleichenden Charakter gibt, ihrem Wesen nach aber, wie gesagt, noch der Aufklärung harrt. In dieser Feststellung begegnet sich vorliegende Untersuchung — von anderer Seite her kommend — mit der in der Erforschung der Honigwirkung diskutierten Frage, ob die dem Honig eigene cholinergische Wirkung wirklich seinem ACh-Gehalt schlechthin zuzusprechen ist oder ob vielleicht im Sinne *Marquardts* (s. o.) mit einer besonderen Art des chemischen Einbaues des ACh in den Stoffkomplex oder gar mit dem Vorkommen noch anderer (parasympatischer) Wirkstoffe im Honig gerechnet werden muß. Inwieweit dieses Ergebnis auf das Warmblüterherz übertragen werden kann, muß einer besonderen Prüfung vorbehalten bleiben.

Zusammenfassung

Die Erregbarkeit der Froschherzkammer wurde bei Honigeinwirkung regelmäßig erhöht gefunden: die Chronaxie war stetig verkürzt, die Rheobase erniedrigt, und zwar unabhängig von der mechanischen Auswirkung.

Demgegenüber waren bei der Einwirkung eines dem Honig nachgebildeten ACh-Zuckergemisches — bei stark streuendem mechanischen Effekt — zu etwa gleichen Teilen bald Steigerungen, bald Senkungen der Erregbarkeit festzustellen.

Die weit ausgeglichene Wirkung des Honigs wird mit der auch sonst diskutierten Möglichkeit in Zusammenhang gebracht, daß die ACh-Wirkung des Honigs an besonders geartete Begleitbedingungen gebunden ist, die im einfachen ACh-Zuckergemisch nicht bestehen.

Die schon vorliegenden Befunde über die E i n z e l w i r k u n g der Hauptbestandteile des Honigs (Zucker, ACh) wurden bestätigt.

Summary

Application of honey to the cardiac ventricle of the frog resulted in reduction of the chronaxy at a reduced rheobase while a mixture of acetylcholine and sugar sometimes raised and sometimes based the chronaximetric excitability. The author discusses the causes responsible for the special effect produced under the influence of honey.

Résumé

L'application de miel sur le ventricule du cœur de la grenouille amena une réduction de la chronaxie sous rhéobase réduite, tandis qu'un mélange d'acétylcholine et de sucre amena une fois un amoindrissement, une autre fois un accroissement de l'excitabilité chronaximétrique. L'auteur discute la cause de l'effet spécial du miel.

Schrifttum

- 1 Büdingen, Th., Die Ernährungsstörungen des Herzmuskels, Berlin, 1917 —
- 2 Bornstein, A. u. K. Holm, Biochem. Zschr. **130** (1922): 209 — 3 Gremels, H., Arch. exper. Path. u. Pharmacol. **203** (1944): 225 — 4 ders., ebda., **205** (1948): 57 — 5 Lasch, F. u. H. Kaloud, Dtsch. med. Wschr. 1951, 895 — 6 Weinstein, J. J. u. I. H. Roe, J. Laborat. a. Clin. Med. **40** (1952): 39 — 7 Koch, E., Med. Msschr. **3** (1949): 345 — 8 Schimert, G., Med. Klin. **45** (1950): 65 — 9 Marquardt, P. u. G. Vogg, Zschr. Arzneimittelforsch. **5** (1952): 152 — 10 diess., ebda. **5** (1952): 205 — 11 Goldschmidt, St. u. Mitarb., Zschr. Naturforsch. **7b** (1952): 365 — 12 Dittler, R., Handb. biol. Arbeitsmeth. **V. 1.** (1930): 379 — 13 Krämer, R., Zschr. klin. Med. **145** (1949): 51 — 14 Metz, U., Hippokrates **19** (1948): 39 — 15 Achelis, J. D., Zbl. Neurol. **60** (1931): 536 — 16 ders., Pflügers Arch. **219** (1928): 411 — 17 Verryp, C. D. u. J. Colle, Compt. rend. Soc. Biol. Paris **91** (1924): 104 — 18 Fredericq, H., Compt. rend. Soc. Biol. Paris **91** (1924): 1171 — 19 ders., ebda., **105** (1930): 884 — 20 ders., Arch. internat. Physiol. **23** (1924): 168 — 21 Lapicque, M. u. C. Veil, Compt. rend. Soc. Biol. Paris **91** (1924): 1207 — 22 Field, H. jun. u. E. Th. Brücke, Pflügers Arch. **213** (1926): 715 — 23 Nowinski, V. W., Zschr. Biol. **91** (1931): 152 — 24 Rothsuh, K. E., Klin. Wschr. **32** (1954): 1

Aus der Physiologischen Anstalt der Humboldt-Universität Berlin
 (Direktor: Prof. Dr. E. von Skramlik)

Über die Sicherheit, mit der sich eine Geschmacksspur verfolgen läßt

Von Isolde Pickert

Mit 8 Abbildungen

Eingegangen am 13. März 1954

Einleitung

In einer populärwissenschaftlichen Zeitschrift wurde einmal ein interessanter Fall beschrieben¹, der darauf hinweist, daß man sich auch mit Hilfe des Geschmackssinnes im umgebenden Raume zurecht zu finden vermag. Nicht fern von der brasilianischen Küste war ein Schiff in Seenot geraten. Es mußte verlassen werden; den Überlebenden war es gelungen, sich auf einem rasch zurechtgezimmerten Floß zu retten. Die Leute ließen sich mit Hilfe eines Notsegels treiben, in der Hoffnung, daß es ihnen doch gelingen würde, die Küste zu erreichen. Sie waren schon mehrere Tage unterwegs und litten unter qualvollem Durst, da ihnen das Trinkwasser ausgegangen war. Durch Zufall fiel einer der Überlebenden des Schiffbruches ins Wasser. Als er wieder zur Oberfläche kam und auf das Floß gezogen wurde, erklärte er zur Überraschung der übrigen, daß sie nicht mehr weit von der Küste entfernt sein könnten. Während des Einsinkens ins Meer hatte er Wasser in den Mund bekommen, das zu seiner großen Verwunderung nicht nach See- sondern nach Süßwasser schmeckte. Die großen Ströme, die aus dem Innern Brasiliens kommen, wie der Amazonas und der Orinoco, drängen ihr Wasser noch auf lange Strecken in das Meer hinein. Das Meerwasser wird beiseite geschoben, so daß es erst allmählich zu einer Vermischung von Süß- und Seewasser kommt. Die Schiffbrüchigen wußten um diese Tatsache. Sie prüften nunmehr laufend den Geschmack des Wassers und ließen sich die restliche Strecke von 40 bis 50 km sozusagen „flußaufwärts“ treiben bis sie des Landes ansichtig wurden. Auf diese Weise hatten sie mit Hilfe des Geschmackssinns den Weg gefunden und ihr Leben gerettet.

Sicher ist ein derartiges Geschehen nur als Ausnahmefall zu betrachten. Immerhin weist es darauf hin, daß wir mit Hilfe des Geschmackssinns eine Spur zu verfolgen vermögen. Da bisher auf diesem Gebiete keine Untersuchungen vorliegen, so habe ich es mir zur Aufgabe gemacht, hierüber

Versuche anzustellen, über die im nachfolgenden berichtet werden soll². Derartige Untersuchungen haben zweifellos auch biologisches Interesse. Wir wissen, daß Hunde mit Hilfe des Geruchs Spuren verfolgen können. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß andere Tiere, vor allem die Ameisen, ihren Weg mit Hilfe des Geschmackssinns finden. Die Ameisen können eine Spur auf nicht unbeträchtliche Strecken verfolgen; gibt es ja doch Ameisenfährten von 100 und mehr m Länge. Es ist nicht beabsichtigt, an derartig grundlegenden Fragen zu rühren, auf welche Weise die Ameisen eine Spur verfolgen. Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß folgende Sinneswerkzeuge dafür verantwortlich sein könnten: neben dem Gesichtssinn der Geruchs- und Geschmackssinn, vielleicht sogar der Schmerzsinnsinn. Wenn nämlich tatsächlich die Spur der Ameisensäure verfolgt wird, so wissen wir es ja aus eigener Erfahrung, daß diese Säure, wenn sie in entsprechenden Konzentrationen in die Mundhöhle eingebracht wird, auf verschiedene Sinneswerkzeuge einzuwirken vermag, auf den Geschmacks-, den Schmerzsinnsinn und auch den Geruchssinn.

Der Geschmackssinn ist als ein chemisches Sinneswerkzeug anzusprechen. Deswegen ist es nicht ohne Interesse auf diejenigen Arbeiten hinzuweisen, die sich mit der Verfolgung einer Geruchsspur beschäftigen. So hat *Szymanski*³ bei Benutzung eines Holzrahmens, der mit starkem Packpapier überzogen war, eine Geruchsspur von seinen Vpn. verfolgen lassen, die mit Ichthyol-Ammon gezogen worden war. Es hat sich gezeigt, daß die Verfolgung mit recht beträchtlicher Sicherheit gelingt, unabhängig davon, ob sie kontinuierlich oder unterbrochen gezogen wurde. In diesem Falle betrug die Größe des Papiers, auf dem sich die Geruchsspur befand, bloß etwa 0,105 m²; mußte ja doch der Rahmen handlich genug sein, damit er hin- und herbewegt werden konnte. *Hambloch* und *Püschel*⁴ haben dann später dieses Problem von neuem einer Prüfung unterzogen. Es wurden Geruchsfährten auf einem dem Boden aufliegenden Papierbogen gezogen, die unter Benutzung eines Riechrohres von etwa 100 cm Länge und einem Innendurchmesser von ungefähr 0,5 cm verfolgt werden mußten. Das eine Ende dieses Rohres wurde dem Boden angelegt; an dem anderen war eine Olive angebracht, die in das Nasenloch gesteckt wurde. Zog man durch ein solches Rohr in einem kurzen schnellen Atemzug Luft ein, so erlebte man eine Geruchsempfindung bloß an denjenigen Stellen, an denen sich die Geruchsspur befand. Durch „Abriechn“ eines Feldes von ungefähr 0,75 m² Ausdehnung konnte man also nach Erlangung einiger Übung eine Riechquelle ausfindig machen, eine Geruchsspur verfolgen und verschiedenartige Geruchsspuren voneinander trennen. Solche Versuche lassen sich mühelos durchführen, denn man braucht ja die Nase dem Boden nicht unmittelbar aufzusetzen.

Eigene Untersuchungen

Bei meinen Versuchen bediente ich mich eines Rahmens, der ein Ausmaß von 1 × 1 m besaß und der in der Frontalebene in verschiedener Höhe einzustellen war. So brauchte die Vp. nicht etwa ihren Kopf höher

und tiefer zu stellen. Sie konnte nach Belieben an der gleichen Stelle verbleiben; nur die Tafel wurde höher oder tiefer gelagert. Der Rahmen war in einem Gestell gefaßt und durch ein Gegengewicht ausbalanciert. Dieser Rahmen wurde mit weißem Packpapier besserer Sorte überzogen, das auf der einen Seite glatt, auf der anderen Seite rauh war. Auf der glatten Seite des Papiers wurden verschiedene Spuren gezogen unter Verwendung der vier reinen Geschmacksqualitäten bitter, salzig, sauer und süß (Chininumhydrochloricum, NaCl, Weinsäure und Traubenzucker). Die Vp. umfaßte den Rahmen mit den Händen und führte dann kleine schnellende Zungenbewegungen gegen das Feld, um die Geschmacksspur aufzunehmen und weiter zu verfolgen. Die Beurteilung geschah mit Hilfe der Geschmackspapillen auf der Zungenspitze. Es hätte ja keinen Sinn gehabt, das Schmecken mit anderen Zungenanteilen durchzuführen; die Arbeit wäre dadurch nur unnütz erschwert worden.

Die Geschmacksspur wurde gewöhnlich am Tage vor dem Versuch hergestellt. Es geschah dies in der Weise, daß entsprechend konzentrierte Lösungen der vorhin genannten Geschmacksstoffe mit Hilfe eines feinen Pinsels aufgetragen wurden, wobei die Breite der Geschmacksspur an allen Stellen die gleiche blieb. Anfänglich bestand der Verdacht, daß aus der Lösung ausgeschiedene Kristalle den Weg weisen könnten. Es hat sich aber im Verlauf der Untersuchungen herausgestellt, daß diese Kristalle keinen Anhaltspunkt geben. Mit Hilfe der Zungenspitze wird die Rauigkeit derartiger Stellen nicht erkannt. Im allgemeinen war das Papier nach dem Eintrocknen der Spur glatt. War es aber leicht gewellt, so konnte auch diese Veränderung mit Hilfe der Zungenspitze nicht festgestellt werden.

Die Spurbreite hängt innerhalb eines bestimmten Bereiches von der Konzentration der Schmecklösung ab, und zwar in dem Sinne, daß diese umso schwächer sein kann, je breiter die Spur ist. Bei zahlreichen Vorversuchen hat es sich gezeigt, daß Schmeckbarkeit und Verfolgbarkeit einer Geschmacksspur nicht das gleiche darstellen. Unter *Schmeckbarkeit* soll es verstanden sein, daß die Vp. nach Aufbringen der Zunge auf das Papier an der Stelle der Geschmacksspur auch richtig einen Geschmack erlebt und daß sie in der Lage ist, die Geschmacksempfindung objektiv richtig anzugeben. Hier ist darauf hinzuweisen, daß Chininumhydrochloricum und Traubenzucker stets leicht erkannt, während besonders anfänglich sauer und salzig leicht verwechselt wurden. Unter *Verfolgbarkeit* soll es verstanden sein, daß der Betreffende durch Bewegungen der Zunge in der Lage ist, weitere Stellen auf dem Papier ausfindig zu machen, auf die die Geschmackslösung aufgebracht wurde. Er muß dann die einzelnen Schmecksorte zu einer Spur zusammenfügen. Die Konzentration der Schmecklösung zum Zwecke des Verfolgens einer Spur muß unter allen Umständen *größer* sein als diejenige, die zum Auftreten einer Geschmacksempfindung überhaupt Anlaß gibt. Schmeckbarkeit und Verfolgbarkeit sind also nicht dasselbe.

Bei den Vorversuchen hat es sich ergeben, daß man am besten Lösungen in folgender Konzentration mit einer gleichbleibenden Spurbreite von

0,7 cm verwendet: Chininumhydrochloricum in 0,029 m, NaCl in 0,850 m, Weinsäure in 0,300 m, Traubenzucker in 1,100 m Lösung. Das Verfahren war unwissentlich. Die Vpn. hatten die Augen geschlossen zu halten, auch war es ihnen nicht bekannt, aus welcher Substanz die Geschmacksspur hergestellt wurde und welchen Verlauf sie aufwies. Von vornherein gelingt ein derartiges Unterfangen niemandem. Die Leute versagen vielfach schon nach dem Verfolgen einer kleinen Strecke. Auch brauchen sie sehr viel Zeit, um einigermaßen voranzukommen. Bei mehrfacher Wiederholung des gleichen Versuches stellt es sich aber heraus, daß sie in der Lage sind, die Spur objektiv richtig aufzunehmen und über längere Strecken zu verfolgen.

Eine gewisse Störung des Versuchsganges bedeutet es, daß die Zunge nach Ablauf einiger Zeit des Schmeckens „pelzig“ wird. Es wirken sich also die Rauigkeiten des Papiers aus, indem Verletzungen auf der Zungenoberfläche gesetzt werden, die indessen zu keiner Blutung Anlaß geben. Ist jedoch die Zunge erst einmal pelzig geworden, so muß man den Versuch abbrechen. Unter dem Einfluß stärker konzentrierter Lösungen von NaCl und Weinsäure wird die Zunge in kurzer Zeit rau; sie beginnt zu brennen. Bei Anwendung von Chininumhydrochloricum in der erforderlichen Konzentration macht sich die übliche Störung bemerkbar, indem nach einiger Zeit alles nur noch bitter schmeckt. Man kann diesem Zustand am besten begegnen, wenn man zwischendurch etwas Brot kaut. Das auf der Zunge festhaftende Chinin wird von dem Brot adsorbiert und auf diese Weise entfernt⁵.

Die Aufgabe der Vp. bestand in folgendem: die Geschmacksspur auffindig zu machen und zu verfolgen. Nach den Angaben der Vp. macht der Vl. an der betreffenden Stelle mittels Bleistift Pfeile, die den Verlauf der mit der Zunge bestimmten Spur anzeigen. Weiter war es Aufgabe der Vp., nach beendigtem Versuch den Verlauf der Spur aus dem Gedächtnis nachzuzeichnen.

In welcher Weise wird nun eine Spur aufgenommen? Die Vp. schmeckt sich von einer Stelle des Papiers, an die sie zuerst gekommen ist, unter Zuhilfenahme von Kopf- und Körperbewegungen (vorzugsweise nach der Seite) in einer beliebigen Richtung weiter bis sie an eine Stelle kommt, wo sie den ersten Geschmack erlebt und meldet. Wie von da ab die aufgenommene Spur verfolgt wird, hängt von verschiedenen Umständen ab. Verläuft sie durch Zufall in der von der Vp. eingeschlagenen Richtung, so geht die Vp. auch in dieser Richtung weiter. Ist dies aber nicht der Fall, zweigt also die Spur nach oben bzw. unten ab, so wird das Vorgehen der Vp. in mannigfacher Weise schwanken. Vor allem wird ihr Verhalten davon abhängen, an welcher Stelle des Papiers sie sich zu befinden glaubt. Man darf ja nicht vergessen, daß die Vp. von vornherein einen gewissen Eindruck von der Größe des Papiers hat, der dann durch das Halten des Rahmens noch eine Verstärkung erfährt. Glaubte nun die Vp. sich am oberen Rande des Papiers zu befinden, so wird es naheliegen, die Spur nach unten zu suchen. Umgekehrt wird sie dagegen die Spur nach oben verfolgen, wenn sie annimmt, sich am unteren Rande des Papiers zu

befinden. Das Aufsuchen und Verfolgen einer Geschmacksspur stellt eben eine kombinierte Leistung des Geschmackssinns mit dem Muskelsinn dar.

Die Länge des von der Vp. eingeschlagenen und aufgezeichneten Weges (S_I) stimmt nahezu niemals mit der Länge der Geschmacksspur überein (S_{II}). S_I ist stets größer als S_{II} . In ganz seltenen Fällen wird die Spur einigermaßen zutreffend verfolgt. Zumeist kommt es zu Abweichungen, indem der Betreffende an einer Stelle sozusagen nicht mehr weiß, wohin er sich wenden soll. Er betätigt seine Zunge zur Prüfung in der Umgebung der wirklichen Geschmacksspur bis er zufällig wieder auf sie stößt. Derartige Schwierigkeiten kommen dann in besonderer Weise auf, wenn die Richtung der Spur wechselt. Verläuft sie gerade, so ist es verhältnismäßig leicht, sie zu verfolgen. Sind aber Krümmungen des Weges zu verzeichnen, so dauert es lange Zeit bevor der Betreffende wieder die neue Richtung eingeschlagen hat und die Verfolgung der Spur weitertreiben kann. Mit der Zeit lernen es die Vpn. auf derartige Richtungsänderungen zu achten, sodaß sich mit jedem Versuch die Leistung bessert. Es äußert sich dies in zweierlei Weise:

Einmal nimmt die Beziehung S_I/S_{II} (auch mit f bezeichnet) ab. Daraus geht es hervor, daß die Umwege nachlassen. Weiter kommt es zu einer erheblichen Verkürzung der Zeit (t in Minuten ausgedrückt), die zum Zurücklegen des Weges S_I benötigt wurde. Die mittlere Geschwindigkeit c_m , die zum Zurücklegen des Weges S_I gebraucht wird, nimmt also von Versuch zu Versuch zu.

Die Vpn. waren nach Beendigung des Versuches in der Lage, den Verlauf der Spur aus dem Gedächtnis zu zeichnen. Diese Befähigung ist allerdings nicht als der Ausdruck eines Geschmacksgedächtnisses anzusehen. Der Verlauf der Spur wird, wenn auch vielleicht nicht ausschließlich, so doch vorzugsweise aufgrund von haptischen Leistungen zusammengefügt, dann gedächtnismäßig festgehalten und darnach gezeichnet. Es handelt sich also um eine kombinierte Leistung von Geschmacks-, Druck- und Kraftsinn.

In Tabelle 1 sind die Ergebnisse für sämtliche vier verwandten Geschmacksstoffe und zwei Vpn. zusammengetragen. Es geschah dies in der Weise, daß jeweils der erste und letzte Versuch der gleichen Art berücksichtigt wurde. So ist man in der Lage, Besserungen in der Leistung mit Leichtigkeit festzustellen.

Fassen wir zuerst die Beobachtungen mit *Chininum hydrochloricum* ins Auge. Bei Vp. 2 ändert sich der Faktor f nur wenig, obgleich er eine gewisse Tendenz zum Sinken aufweist. In sehr ausgeprägter Weise verkürzt sich aber die Zeit t , die zum Zurücklegen des Weges S_I erforderlich ist. Beim ersten Versuch betrug diese Zeit 13,0, beim letzten nur noch 5,0 Minuten, obgleich der Unterschied in der Weglänge (S_I) bloß 30 cm betrug. Demgemäß wächst die mittlere Geschwindigkeit (c_m) von Versuch zu Versuch an, die sich für den ersten Versuch mit 23,5, für den letzten mit 55,0 cm/Min. ermitteln ließ.

Ähnlich liegen die Dinge für die Vp. 5, obgleich hier der Faktor f von Versuch zu Versuch ständig abnahm. Er sank von 6,2 auf 1,3 herab. Daraus

kann man den Schluß ziehen, daß die Sicherheit des Verfolgens der Geschmacksspur von Versuch zu Versuch zunahm. Der Unterschied zwischen S_I und S_{II} wird immer geringer. Die Zeit t nimmt ebenfalls ab, aber nicht so stark wie bei Vp. 2 (Absinken von 7,0 auf 4,5 Minuten). Sie beträgt also beim letzten Versuch immer noch mehr als die Hälfte des ursprünglichen Wertes. c_m , die mittlere Geschwindigkeit, wächst an, und zwar von 18,6 auf 45,0 cm/Min.

Der Geschwindigkeitsanstieg kann auf zweierlei Weise zustandekommen: bleibt der Faktor f annähernd gleich, so ist das Absinken von t ausschlaggebend. Läßt der Faktor f in der Größe nach, so ist das Absinken von t nicht etwa unwichtig; entscheidend ist aber dann die Tatsache, daß der Unterschied zwischen S_I und S_{II} von Versuch zu Versuch geringer wird. Die Differenz zwischen S_I und S_{II} betrug für die Vp. 5 beim ersten Versuch 109, beim fünften Versuch nur noch 50 cm.

In den Abb. 1 und 2 sind die Ergebnisse für die Vp. 2 zur Darstellung gebracht worden (1. bzw. 5. Versuch). Aus Abb. 1 geht es hervor, daß im großen ganzen die kreisförmige Geschmacksspur verfolgt werden kann, allerdings mit mehrfachen Umwegen. Im großen ganzen wird jedoch die

Tabelle 1

Die Sicherheit des Verfolgens einer Geschmacksspur von jeweils 0,7 cm Breite bei Verwendung einer 0,029 m Chininumhydrochloricum-, 0,85 m NaCl-, 0,2 m Weinsäure- und 1,1 m Traubenzuckerlösung (Chh., NaCl, W., T. bezeichnet). Es bedeuten: G. Geschmacksstoff, Vp. Versuchsperson, S_I die Länge des Spurenweges, der wirklich zurückgelegt wurde, S_{II} die Länge des Spurenweges, der zurückgelegt zu werden brauchte (beides in cm), f die Beziehung S_I/S_{II} , t die Zeit in Minuten, die zum Zurücklegen des Weges S_I benötigt wurde, c_m die mittlere Geschwindigkeit, berechnet aus S_I/t , jeweils beim ersten und letzten Versuch geicher Art.

G.	Vp.	S_I	S_{II}	f	t	c_m
Chh.	2	305	145	2,1	13,0	23,5
	"	275	160	1,7	5,0	55,0
	5	130	21	6,2	7,0	18,6
	"	200	150	1,3	4,5	45,0
NaCl	2	134	50	2,7	9,0	15,0
	"	300	180	1,7	7,0	43,0
	5	110	44	2,5	9,0	12,3
	"	300	176	1,7	6,0	50,0
W.	2	140	100	1,4	10,0	14,0
	"	318	158	2,0	6,0	53,0
	5	150	74	2,0	13,0	11,5
	"	354	254	1,4	5,5	64,4
T.	2	220	100	2,2	12,0	18,3
	"	335	230	1,5	6,5	51,5
	5	83	50	1,7	10,0	8,3
	"	262	163	1,6	5,5	47,5

Richtung eingehalten. Kurz vor Beendigung der Versuches nimmt die Unsicherheit der Vp. zu; die Abweichungen von der richtigen Bahn werden immer größer bis die Geschmacksspur an einer Stelle vollkommen verlorengeht. Abb. 2 lehrt es, daß die Vp. an Sicherheit erheblich gewonnen hat. Die Zick-Zackkurve wird mit nicht unbeträchtlicher Sicherheit verfolgt. Daß der Verlauf der Spur nach Beendigung des Versuches recht sicher aus dem Gedächtnis wiedergegeben werden kann, lehrt die kleine Zeichnung links in der Abb. 2. Durch Vergleich von Abb. 2 mit Abb. 1 kann man entnehmen, daß die Vp. im Laufe der Zeit an Sicherheit bei der Durchführung der gestellten Aufgabe gewonnen hat: einmal kann die Spur über längere Strecken verfolgt werden, sodann werden die Abweichungen und Abwege stets geringer.

Wenden wir uns nun den Ergebnissen bei Verwendung von Kochsalz zu. Bei Vp. 2 sinkt der Faktor f in bemerkenswerter Weise ab, von 2,7 auf 1,7. Die Zeit, die zum Zurücklegen des Weges S_I benötigt wird, ändert sich demgegenüber wenig, wenn auch eine Tendenz zum Absinken festzustellen ist. Da aber S_I eine nicht unbeträchtliche Erhöhung erfahren hat, so nimmt c_m zu, und zwar von 15,0 auf 43,0 cm/Min. Es ergibt sich demgemäß eine Steigerung auf etwa das Dreifache des anfänglichen Wertes.

Nicht viel anders liegen die Dinge für Vp. 5; f und t sinken laufend. Demgemäß steigt die mittlere Geschwindigkeit (c_m) sehr stark an, von 12,3 auf 50,0 cm/Min. Es handelt sich also um eine Erhöhung auf mehr als das Vierfache.

In den Abb. 3 und 4 sind die Ergebnisse für Vp. 2 zur Darstellung gebracht worden (1. und 5. Versuch der gleichen Art). Die Vp. gewinnt im Laufe der Versuche erheblich an Sicherheit. Beim ersten Versuch werden noch sehr viel Umwege gemacht, die Spur geht bald verloren und kann nicht wiedergefunden werden. Beim letzten Versuch wird die Spur auf eine ziemlich lange Strecke verfolgt. Erst später machen sich besonders bei den Biegungen Schwierigkeiten bemerkbar, die sich in Umwegen äußern. Die Vp. war in der Lage, den zurückgelegten Weg einigermaßen sicher aus dem Gedächtnis nachzuzeichnen (man beachte die kleine Zeichnung links in der Abb. 4).

Fassen wir nunmehr die Ergebnisse bei Anwendung von Weinsäure ins Auge. Bei Vp. 2 steigt der Faktor f etwas an, und zwar von 1,4 auf 2,0. Beim Verfolgen der Spur werden große Umwege gemacht. Da aber bei zunehmender Übung die Zeit zum Zurücklegen des Weges S_I nicht unerheblich sinkt (von 10,0 auf 6,0 Min.), so ist ein Anstieg der mittleren Geschwindigkeit festzustellen, mit der der Weg S_I zurückgelegt wird und zwar auf etwa das Vierfache.

Bei Vp. 5 liegen die Dinge insofern anders als f und t von Versuch zu Versuch sinken. c_m steigt also ganz erheblich an, und zwar auf nahezu das Sechsfache des anfänglichen Wertes (Anstieg von 11,5 auf 64,4 cm/Min.). In den Abb. 5 und 6 sind die Ergebnisse für die Vp. 2 zur Darstellung gebracht worden. Beim ersten Versuch ist die Unsicherheit der Vp. verhältnismäßig groß; beim letzten Versuch ist alles schon ganz anders, da

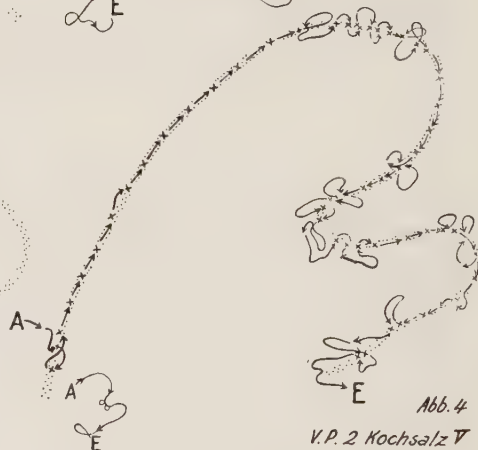
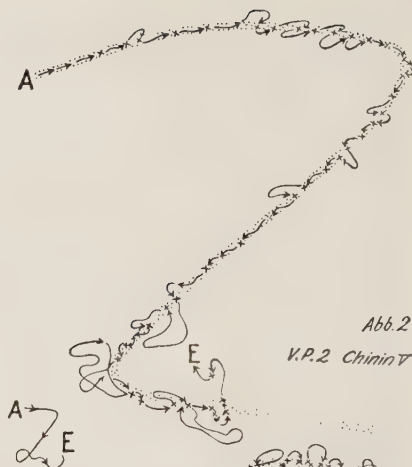
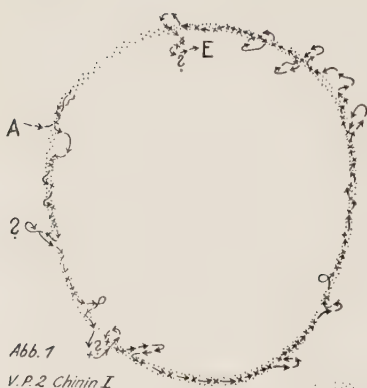


Abb. 1. Verfolgen einer Geschmacksspur durch Vp. 2; erster Versuch mit Chininumhydrochloricum 0,029 m. — Die Geschmacksspur erscheint blaß, der von der Vp. eingeschlagene Weg ist dunkel gezeichnet mit Punkten, die vom Vl. zwecks Markierung gesetzt wurden. A bezeichnet die Stelle, wo die Spur aufgenommen wurde, E die Stelle, wo sie verloren ging. Das Bild ist auf $\frac{1}{100}$ des ursprünglichen Ausmaßes verkleinert.

Abb. 2. Verfolgen einer Geschmacksspur durch Vp. 2; fünfter Versuch mit Chininumhydrochloricum 0,029 m. — Die Geschmacksspur erscheint blaß, der von der Vp. eingeschlagene Weg ist dunkel gezeichnet mit Punkten, die vom Vl. zwecks Markierung gesetzt wurden. A bezeichnet die Stelle, wo die Spur aufgenommen wurde, E die Stelle, wo sie verloren ging. Links unten im Bild befindet sich die Geschmacksspur, wie sie aus dem Gedächtnis von der Vp. nach Beendigung des Versuches gezeichnet wurde. Das Bild ist auf $\frac{1}{100}$ des ursprünglichen Ausmaßes verkleinert.

Abb. 3. Verfolgen einer Geschmacksspur durch Vp. 2; erster Versuch mit NaCl 0,85 m. — Die Geschmacksspur erscheint blaß, der von der Vp. eingeschlagene Weg ist dunkel gezeichnet mit Punkten, die vom Vl. zwecks Markierung gesetzt wurden. A bezeichnet die Stelle, wo die Spur aufgenommen wurde, E die Stelle, wo sie verloren ging. Das Bild ist auf $\frac{1}{100}$ des ursprünglichen Ausmaßes verkleinert.

Abb. 4. Verfolgen einer Geschmacksspur durch Vp. 2; fünfter Versuch mit NaCl 0,85 m. — Die Geschmacksspur erscheint blaß, der von der Vp. eingeschlagene Weg ist dunkel gezeichnet mit Punkten, die vom Vl. zwecks Markierung gesetzt wurden. A bezeichnet die Stelle, wo die Spur aufgenommen wurde, E die Stelle, wo sie verloren ging. Links unten im Bild befindet sich die Geschmacksspur, wie sie aus dem Gedächtnis von der Vp. nach Beendigung des Versuches gezeichnet wurde. Das Bild ist auf $\frac{1}{100}$ des ursprünglichen Ausmaßes verkleinert.

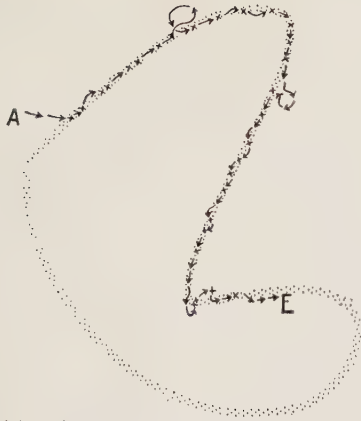


Abb. 5
V. P. 2 Weinsteinsäure I

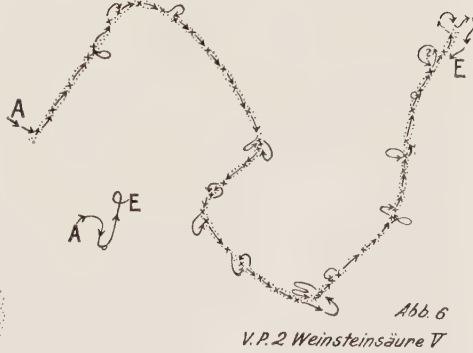


Abb. 6
V. P. 2 Weinsteinsäure V



Abb. 7
V. P. 2 Traubenzucker I



Abb. 8
V. P. 2 Traubenzucker V

Abb. 5. Verfolgen einer Geschmacksspur durch Vp. 2; erster Versuch mit Weinsäure 0,024 m. — Die Geschmacksspur erscheint blaß, der von der Vp. eingeschlagene Weg ist dunkel gezeichnet mit Punkten, die vom Vl. zwecks Markierung gesetzt wurden. A bezeichnet die Stelle, wo die Spur aufgenommen wurde, E die Stelle, wo sie verloren ging. Das Bild ist auf $\frac{1}{100}$ des ursprünglichen Ausmaßes verkleinert.

Abb. 6. Verfolgen einer Geschmacksspur durch Vp. 2; fünfter Versuch mit Weinsäure 0,024 m. — Die Geschmacksspur erscheint blaß, der von der Vp. eingeschlagene Weg ist dunkel gezeichnet mit Punkten, die vom Vl. zwecks Markierung gesetzt wurden. A bezeichnet die Stelle, wo die Spur aufgenommen wurde, E die Stelle, wo sie verloren ging. Links unten im Bild befindet sich die Geschmacksspur, wie sie aus dem Gedächtnis von der Vp. nach Beendigung des Versuches gezeichnet wurde. Das Bild ist auf $\frac{1}{100}$ des ursprünglichen Ausmaßes verkleinert.

Abb. 7. Verfolgen einer Geschmacksspur durch Vp. 2; erster Versuch mit Traubenzucker 1,1 m. — Die Geschmacksspur erscheint blaß, der von der Vp. eingeschlagene Weg ist dunkel gezeichnet mit Punkten, die vom Vl. zwecks Markierung gesetzt wurden. A bezeichnet die Stelle, wo die Spur aufgenommen wurde, E die Stelle, wo sie verloren ging. Das Bild ist auf $\frac{1}{100}$ des ursprünglichen Ausmaßes verkleinert. Man beachte im rechten Teil der Abb., daß die Spur verloren gegangen ist und nach Wiederaufnahme in entgegengesetzter Richtung verfolgt wurde.

Abb. 8. Verfolgen einer Geschmacksspur durch Vp. 2; fünfter Versuch mit Traubenzucker 1,1 m. — Die Geschmacksspur erscheint blaß, der von der Vp. eingeschlagene Weg ist dunkel gezeichnet mit Punkten, die vom Vl. zwecks Markierung gesetzt wurden. A bezeichnet die Stelle, wo die Spur aufgenommen wurde, E die Stelle, wo sie verloren ging. Links unten im Bild befindet sich die Geschmacksspur, wie sie aus dem Gedächtnis von der Vp. nach Beendigung des Versuches gezeichnet wurde. Das Bild ist auf $\frac{1}{100}$ des ursprünglichen Ausmaßes verkleinert.

ist die Sicherheit beachtlich. Die Biegungen des Weges werden mit recht großer Sicherheit genommen, der zurückgelegte Weg nicht schlecht aus dem Gedächtnis wiedergegeben.

Fassen wir nunmehr die Ergebnisse bei Verwendung von Traubenzucker ins Auge. Bei Vp. 2 sinkt der Faktor f fortlaufend ab, trotzdem S_I größer wird, ebenso die Zeit t . Demgemäß muß die mittlere Geschwindigkeit (c_m) beträchtlich ansteigen. Es ergibt sich eine Erhöhung von 18,3 auf 51,5 cm/Min., also auf etwa das Dreifache des ursprünglichen Wertes. Ähnlich, doch nicht gleichartig liegen die Dinge für Vp. 5. Der Faktor f ändert sich nur wenig, t dagegen sinkt vom ersten bis zum fünften Versuch auf etwa die Hälfte. Da gleichzeitig S_I anwächst, so ist es nicht überraschend, daß c_m steigt und zwar von 8,3 auf 47,5 cm/Min., also auf etwa das Sechsfache des anfänglichen Wertes.

In den Abb. 7 und 8 sind die Ergebnisse für Vp. 2 wiedergegeben. Beim ersten Versuch sind recht beträchtliche Schwierigkeiten zu überwinden. Einmal wird der Weg S_I gegenüber S_{II} sehr stark abgekürzt, indem sich die Zunge längs der Sehne des zugehörigen Bogens bewegt (siehe Abb. 7). Kurz vor Beendigung des Versuches ergab sich ein mannigfaches Herumirren. Die Vp. verlor die Spur, gewann sie aber nach einigem Herumsuchen wieder. Interessant ist es nun, daß sie aber dann nicht in der ursprünglichen Richtung weiterging, sondern gerade entgegengesetzt auf dem bereits zurückgelegten Wege. Es handelt sich dabei um eine Erscheinung, die man bei Ameisen sehr häufig beobachten kann, wenn sie den ursprünglichen Weg verloren haben. Abb. 8 lehrt es, daß die Fahrten über eine längere Strecke gut verfolgt werden, obgleich mannigfache Windungen gegeben sind. Der zurückgelegte Weg konnte aus dem Gedächtnis mit erheblicher Sicherheit nachgezeichnet werden.

Bei der Verfolgung von Geschmacksfahrten handelt es sich um eine recht verwickelte Leistung. Zuerst muß der Geschmack an der betreffenden Stelle festgestellt und festgehalten werden. Dann muß man durch Zungenbewegungen weitere Stellen auf ihren Geschmack hin untersuchen und diejenigen Orte innerlich untereinander verbinden, an denen sich ein Geschmack feststellen ließ*⁶. Dabei darf nicht vergessen werden, daß manche Zungenbewegung erfolglos bleibt, wenn man von der Spur abkommt; wie diese verläuft ist aber der Vp. nicht bekannt. Es gehören also zu einer solchen Unternehmung auch Gedächtnisleistungen dazu,

* In diesem Falle handelt es sich sozusagen um eine Ortsfeststellung an Hand von Geschmackswahrnehmungen. Das ist grundsätzlich etwas anderes als die Lokalisation von Geschmacksempfindungen. Im ersteren Falle wird das Geschmacksfeld auf der Zunge verlagert und zwar unter Eingreifen der Zungenmuskeln, im letzteren Falle ruht die Zunge, also das periphere Sinnesfeld des Geschmacks. Da ist es bloß zu prüfen, ob ein Geschmacksort auf der Zunge festgestellt werden kann. In diesem Falle darf natürlich der Drucksinn nicht eingreifen. Bei einer Prüfung dieser Vorgänge hat es sich herausgestellt, daß den Geschmacksempfindungen eine Art von Lokalzeichen anhaftet.

wobei zweifellos die Art und Weise, in der der Rahmen verlagert wird, ebenfalls innerlich Berücksichtigung findet. Es gehen also sogar die Bewegungen der Hände in das Geschehen ein, nicht allein die der Zunge, des Kopfes und des Körpers.

Aus den Versuchen gewinnt man den Eindruck, daß von einem Lernerfolg gesprochen werden kann, und zwar in dem Sinne, daß bei Wiederholung des gleichen Versuches eine Besserung der Leistung festzustellen ist, die schließlich zu einem bemerkenswerten Ergebnis führt. Die Spur kann nämlich ohne besondere Umwege über längere Strecken hin objektiv richtig verfolgt werden. Es ist nicht gleichgültig, welche Substanzen zum Schmecken verwendet werden. Die Versuche lehren, daß bei Verwendung von Traubenzucker der beste Erfolg zu verzeichnen ist. Es mag dies damit zusammenhängen, daß diese Qualität im Gegensatz zu den drei anderen sehr angenehm gefühlsbetont ist. Dies soll aber nicht etwa besagen, daß bloß bei Verwendung von Traubenzucker die Versuchsergebnisse befriedigend wären. Auch bei Benutzung anderer Geschmacksqualitäten sind vielfach zuletzt nur unerhebliche Abweichungen von der richtigen Fährte zu verzeichnen gewesen.

Zusammenfassung

Aufgabe der vorliegenden Untersuchung war es, die Sicherheit zu prüfen, mit der eine Geschmacksspur aufgenommen, verfolgt und aus dem Gedächtnis nachgezeichnet werden kann. Man arbeitet am zweckmäßigsten mit einer Spur, die eine Breite von 0,7 cm aufweist. Die Konzentration der Lösung betrug für Chininumhydrochloricum 0,029, für NaCl 0,850, für Weinsäure 0,300 und für Traubenzucker 1,100 m. Hierbei sind optimale Verhältnisse gegeben; es besteht nämlich innerhalb eines bestimmten Bereiches eine Beziehung zwischen der Konzentration der Lösung und der Breite der Geschmacksspur, und zwar in dem Sinne, daß die Geschmacksspur umso schmaler gemacht werden kann, je höher die Konzentration ist.

Die Leistung nimmt von Versuch zu Versuch an Sicherheit zu. Zuletzt lassen sich Geschmacksfährten über längere Strecken auch dann verfolgen, wenn sie mannigfache Biegungen aufweisen. Die Versuche gelingen bei Verwendung von Traubenzucker am allerleichtesten, offenbar im Zusammenhang damit, daß dieser Körper eine angenehm gefühlsbetonte Geschmacksqualität auslöst. Auch ist die Zungenspitze, die bei diesen Versuchen hauptsächlich Verwendung fand, gegenüber süß besonders empfindlich. Es ist nicht überraschend, daß die Fährten in einer bestimmten Richtung aufgenommen werden. Im Laufe der Verfolgung einer Geschmacksspur macht sich nicht selten die Erscheinung bemerkbar, daß die Vp. von dem richtigen Wege abkommt. Findet sie die Fährte wieder auf, so wird beim weiteren „Abschmecken“ der Spur nicht die ursprüngliche Richtung eingeschlagen, sondern gerade die entgegengesetzte. Es handelt sich um einen Vorgang, der bei Ameisen recht häufig beobachtet werden kann. Für Mensch und Tier scheinen da die gleichen Eigentümlichkeiten vorzuliegen.

Wenn die Fährte aus dem Gedächtnis nachgezeichnet werden kann, so ist dies nicht etwa der Ausdruck für die Leistung eines Geschmacksgedächtnisses. Entscheidend ist die Verbindung der Geschmacksempfindung mit einer bestimmten Stelle des Raumes. Offenbar fügen sich aus diesem Anlaß die Bewegungen der Zunge, des Kopfes, des Körpers und auch der Hände, die den Rahmen betätigen, innerlich zu einem Bild zusammen. Jedenfalls sind diese Bewegungen dafür bedeutungsvoll, daß die einzelnen Geschmacksorte untereinander verbunden werden.

Summary

The author studied the question whether and to which degree of reliability it is possible to follow gustatory tracks that have been laid by means of purely bitter, purely salty, purely sour and purely sweet tasting substances. It was found that human beings are capable of perceiving and following such tracks and of recording same from memory.

Résumé

Il était à examiner avec combien de garantie pouvaient être suivies des traces gustatives laissées par des substances purement amères, purement salines, purement aigres et purement douces. Il fut trouvé que l'homme est capable de reconnaître ces traces, de les suivre et de les dessiner de mémoire.

Schrifttum

1 Diese Mitteilung verdanke ich Herrn Prof. v. Skramlik — 2 Vergl. hier Pickert, I.: Über das Verfolgen einer Geschmacksspur. Med. Inaug.-Diss. Berlin 1953 — 3 Szymansky, I. S., Pflügers Arch. **181** (1920): 310 — Vergl. hier auch die Angaben in bezug auf die Lokalisation durch den Geruch in v. Skramlik, E., Handbuch der Physiologie der niederen Sinne. I. Die Physiologie des Geruchs- und Geschmackssinns. S. 335 ff. Leipzig 1926 — 4 Hambloch, H. und J. Püschel, Zschr. Sinnesphysiol. **59** (1928): 151 — 5 v. Skramlik, E., Handbuch der Physiologie der niederen Sinne. I. Die Physiologie des Geruchs- und Geschmackssinns. S. 489, Leipzig 1926 — 6 Vergl. v. Skramlik, E., Zschr. Sinnesphysiol. **56**, (1924): 64

Beiträge: Zur Veröffentlichung kommen nur Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmittelungen; Buchbesprechungen werden *nicht* aufgenommen. Die Originalarbeiten sollen möglichst 3 Druckbogen und die wissenschaftlichen Kurzmittelungen 2 Druckseiten nicht überschreiten. Jede Arbeit soll am Schluß eine kurze Zusammenfassung enthalten. — Schrifttumangaben sind jeweils an den Schluß der Arbeit zu setzen und zwar einheitlich wie folgt: Nachname des Verfassers, Anfangsbuchstabe des Vornamens, Zeitschrift, **Band**, Jahreszahl, Seite. Bei Schrifttumangaben von Büchern folgen auf den Verfassernamen der Titel des Buches, Auflage, Ort, Jahreszahl, Seite.

Die Niederschriften sind möglichst einseitig mit Schreibmaschine zu schreiben. Beigefügte **A b b i l d u n g e n**, graphische Darstellungen und Tabellen sollen auf der Rückseite den Namen des Verfassers und der Arbeit aufweisen. Als Vorlagen für die Abbildungen sind unmittelbar wiedergabefähige, also durchaus saubere Zeichnungen oder scharfe photographische Abzüge erwünscht. Sofern Neuzeichnungen nach den übersandten Vorlagen notwendig sind, erfolgen sie auf Kosten des Verfassers. — Die Beigabe von **T a b e l l e n** soll wegen der hohen Satzkosten möglichst eingeschränkt werden; höhere Kosten müssen dem Verfasser berechnet werden.

Unkosten-Entschädigung: Die Entschädigung für die Aufwendungen des Verfassers beträgt DM 24.— je Druckbogen. Mehr als 3 Druckbogen je Arbeit werden nicht honoriert.

Sonderdrucke: Die Verfasser erhalten 40 Sonderdrucke unberechnet. An Stelle der Unkosten-Entschädigung ist auch die Lieferung von weiteren Sonderdrucken (bis zu 60) möglich, sofern ihre Bestellung bei Rücksendung der Korrektur erfolgt. Mehr als insgesamt 100 Sonderdrucke können nicht angefertigt werden.

Einbanddecken

für Band 106 und die früheren Bände 103 ff. sind lieferbar.
Ladenpreis je Decke DM 3.—

Urban & Schwarzenberg - München und Berlin

Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden

Unter Mitarbeit von zahlreichen Fachgenossen herausgegeben von
EMIL ABDERHALDEN

Ein für jeden wissenschaftlichen Arbeiter unentbehrliches Methodenwerk ist das von Emil Abderhalden geschaffene Handbuch auch heute noch. Die noch immer anhaltende Nachfrage nach den Lieferungen und Bänden, nach ganzen Abteilungen und vollständigen Reihen war dem Verlag Anlaß, die fehlenden, zum Teil im Kriege zerstörten Bogen ersetzen zu lassen, so daß nicht nur vollständige Reihen, sondern auch fast alle

Bände und Lieferungen einzeln käuflich

sind. Angebote bitten wir mit Angabe der gesuchten Abteilungen oder Bände bei den Fachbuchhandlungen anzufordern.

URBAN & SCHWARZENBERG / MÜNCHEN · BERLIN

Entwicklungsgeschichte physiologischer Probleme in Tabellenform

Von Prof. Dr. K. E. Rothschuh, Münster

VIII, 122 Seiten. Gr. 8°. Kartoniert DM 16.—

In 2170 Stichworten gibt der Autor mit dieser Entwicklungsgeschichte der physiologischen Einzelprobleme einen Überblick über das allmähliche Fortschreiten der wissenschaftlichen Erkenntnisse im Verlauf der Jahrhunderte. Vom Jahre 1500 an bis in unsere Zeit ist der Gang der Entwicklung festgehalten, wobei der Stoff nach der aus den Lehrbüchern bekannten Entwicklung gegliedert wurde (Blut, Atmung, Herz, Kreislauf usw.). Für jede Einzelangabe sind Jahr, Autor und Veröffentlichungsort angeführt.

„Rothschuh hat es meisterhaft verstanden das Wesen dieser Arbeiten zusammenzufassen. Ich möchte die Tabellen nicht nur dem Fachphysiologen, sondern allen denen empfehlen, die sich ohne viel Zeitaufwand kurz darüber orientieren wollen, wie unsere heutigen Auffassungen entstanden sind.“
(*Berichte über die gesamte Biologie*)

URBAN & SCHWARZENBERG / MÜNCHEN · BERLIN

Hittmair / Kleine Hämatologie

Von Prof. Dr. Anton Hittmair, Innsbruck. Mit 42 Abb. im Text und 7 farb. Tafeln. VIII, 284 Seiten. Kl. 8°. 1949. Hln. DM 23.—

Ars Medici: Das Buch bietet einen auch für den praktischen Arzt interessanten und fesselnden Aspekt der ganzen Problematik der Hämatologie. Es ist ein vorzüglicher diagnostischer und differentialdiagnostischer Wegweiser, zugleich aber auch ein vorzüglicher therapeutischer Berater.

v. Kaulla / Klinische Fortschritte auf dem Gebiete der Blutgerinnung

(Monographien der „Medizinischen Klinik“ Heft 7).

Von Dr. med. Kurt N. v. Kaulla, Basel. Mit 15 Abb. 104 Seiten. 8°. 1949. Kart. DM 6.—.

Ärztliche Forschung: Das Büchlein vermittelt in flüssigem Stil und kritischer Klarheit eine solche Fülle wertvoller Arbeitsergebnisse und Ausblicke, daß es vieler Freunde im deutschen Sprachgebiet sicher sein kann.



URBAN & SCHWARZENBERG / MÜNCHEN · BERLIN